

SÉRIE A, N° 1745

N° D'ORDRE : 2611

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Madeleine FOURCROY

1^{re} THÈSE. — INFLUENCE DE DIVERS TRAUMATISMES SUR LA
STRUCTURE DES ORGANES VÉGÉTAUX A ÉVOLUTION VASCU-
LAIRE COMPLÈTE.

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le **25 OCT 1937** devant la Commission d'examen.

MM. GUILLIERMOND.	<i>Président.</i>
PLANTEFOL.....	} <i>Examineurs.</i>
DAUPHINÉ	

PARIS

MASSON ET C^{IE}, ÉDITEURS

LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE

120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN

1937

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Madeleine FOURCROY

1^{re} THÈSE. — INFLUENCE DE DIVERS TRAUMATISMES SUR LA
STRUCTURE DES ORGANES VÉGÉTAUX A ÉVOLUTION VASCU-
LAIRE COMPLÈTE.

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le

devant la Commi-sion d'examen.

MM. GUILLIERMOND.	<i>Président.</i>
PLANTEFOLz.....	} <i>Examineurs.</i>
DAUPHINÉ.....	

PARIS
MASSON ET C^{IE}, ÉDITEURS
LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN

1937

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

Doyen honoraire. MM. M. MOLLIARD.
Doyen C. MAURAIN, Professeur, Physique du Globe.

Professeurs honoraire	H. LEBESGUE.	PÉCHARD.	MARCHIS.
	A. FERNBACH.	FREUNDLER.	VESSIOT.
	Émile PICARD.	AUGER.	PORTIER.
	LÉON BRILLOUIN.	BLAISE.	MOLLIARD.
	GUILLET.	DANGEARD.	LAPICQUE.
		LESPIEAU.	

PROFESSEURS

G. BERTRAND . . .	T	Chimie biologique.	ROBERT-LÉVY . . .	T	Physiologie comparée.
M. CAULLERY. . .	T	Zoologie (Évolution des êtres organisés).	F. PICARD.		Zoologie (Évolution des êtres organisés).
G. URBAIN. . . .	T	Chimie générale.	Henri VILLAT . . .	T	Mécanique des fluides et applications.
Émile BOREL. . .	T	Calcul des probabilités et Physique mathématique.	Ch. JACOB.	T	Géologie.
Jean PERRIN. . .	T	Chimie physique.	P. PASCAL.	T	Chimie minérale.
H. ABRAHAM. . .	T	Physique.	M. FRÉCHET. . . .	T	Calcul différentiel et Calcul intégral.
E. CARTAN. . . .	T	Géométrie supérieure.	E. ESCLANGON. . .	T	Astronomie.
A. COTTON. . . .	T	Recherches physiques.	M ^{me} RAMART-LUCAS.	T	Chimie organique.
J. DRACH.	T	Analyse supérieure et Algèbre supérieure.	H. BÉGHIN	T	Mécanique physique et expérimentale.
Charles FABRY. . .	T	Enseignement de Physique.	FOCH.		Mécanique expérimentale des fluides.
Charles PÉREZ. . .	T	Zoologie.	PAUTHENIER. . . .		Physique (P. C. B.)
Léon BERTRAND. .	T	Géologie structurale et géologie appliquée.	DE BROGLIE. . . .	T	Théories physiques.
E. RABAUD. . . .	T	Riologie expérimentale.	CHRÉTIEN.		Optique appliquée.
M. GUICHARD. . .		Chimie minérale.	P. JOB		Chimie générale.
Paul MONTEL . . .	T	Théorie des fonctions et Théorie des transformations.	LABROUSTE		Physique du Globe.
P. WINTREBERT. .	T	Anatomie et histologie comparées.	PRENANT		Zoologie.
L. BLARINGHEM . .	T	Botanique.	VILLEY.		Mécanique physique et expérimentale.
O. DUBOSCQ. . . .	T	Biologie maritime.	BOHN.		Zoologie (P. C. B.).
G. JULIA	T	Mécanique analytique et Mécanique céleste.	COMBES.	T	Physiologie végétale.
C. MAUGUIN. . . .	T	Minéralogie.	GARNIER	T	Mathématiques générales.
A. MICHEL-LÉVY. .	T	Pétrographie.	PÉRÈS		Mécanique théorique des fluides.
H. BÉNARD	T	Mécanique expérimentale des fluides.	HACKSPILL.		Chimie (P. C. B.).
A. DENJOY	T	Application de l'analyse à la Géométrie.	LAUGIER	T	Physiologie générale.
L. LUTAUD	T	Géographie physique et géologie dynamique.	TOUSSAINT		Technique Aéronautique.
Eugène BLOCH. . .	T	Physique théorique et physique céleste.	M. CURIE.		Physique (P. C. B.).
G. BRUHAT		Physique.	G. RIBAUD	T	Hautes températures.
E. DARMOIS. . . .		Enseignement de Physique.	CHAZY	T	Mécanique rationnelle.
A. DEBIERNE . . .	T	Physique Générale et Radioactivité.	GAULT		Chimie (P. C. B.).
A. DUFOUR	T	Physique (P. C. B.).	CROZE		Recherches physiques.
L. DUNOYER. . . .		Optique appliquée.	DUPONT.	T	Théories chimiques.
A. GUILLIERMOND.	T	Botanique.	LANQUINE.		Géologie.
M. JAVILLIER . . .		Chimie biologique.	VALIRON		Mathématiques générales.
L. JOLEAUD. . . .		Paléontologie.	BARRABÉ		Géologie structurale et géologie appliquée.
			MILLOT.		Zoologie (P. C. B.).
			F. PERRIN.		Théories physiques.
			VAVON		Chimie organique.
			G. DARMOIS. . . .		Calcul des probabilités et Physique-Mathématique.

Secrétaire. A. PACAUD.
Secrétaire honoraire D. TOMBECK.



A LA MÉMOIRE DE MON PÈRE.

A MA MÈRE.



Digitized by the Internet Archive
in 2026

INFLUENCE DE DIVERS TRAUMATISMES SUR LA STRUCTURE DES ORGANES VÉGÉTAUX A ÉVOLUTION VASCULAIRE COMPLÈTE

Par MADELEINE FOURCROY

INTRODUCTION ET HISTORIQUE

Les réactions des plantes aux traumatismes ont donné lieu à des travaux aussi divers que nombreux. Les chercheurs ont fait porter leurs observations sur des tubercules ou des feuilles le plus souvent ; quelques mémoires se rapportent à l'étude des pièces florales ou des fruits ; plus rares sont les publications qui traitent de la tige ou de la racine. D'autre part, les auteurs envisagent le sujet sous des angles différents. Les uns s'arrêtent aux conséquences physiologiques des lésions : maturation accélérée des fruits, variations de l'intensité et du quotient respiratoire, modifications dans le chimisme de l'organe lésé (tanin, acides organiques, alcaloïdes, amidon) ; les autres développent les altérations morphologiques et histologiques : croissances anormales, processus de cicatrisation, désagrégation et nécrose des tissus lésés ; d'autres enfin étudient les perturbations anatomiques, notamment celles qui intéressent l'appareil conducteur. C'est à ces deux dernières catégories de travaux que se rattache le présent mémoire : il comporte quelques résultats d'ordre

morphologique, tout en étant essentiellement un travail d'anatomie.

Les recherches d'A. DAUPHINÉ ayant prouvé que l'application rigoureuse des lois de l'évolution vasculaire, telles que les a établies G. CHAUVEAUD, permettait une interprétation rationnelle des anomalies de structure de l'appareil conducteur, la racine des Dicotylédones, organe à évolution vasculaire complète, devait constituer un matériel de choix pour poursuivre les travaux amorcés. En conséquence, ce sont les lésions de la racine, accidentelles ou provoquées expérimentalement, qui ont fait l'objet de mes investigations.

Tout d'abord, je me suis livrée à un examen anatomique minutieux des racines de quelques plantules de Fève dont la germination avait été anormale par suite de traumatismes d'origine inconnue. Ensuite, j'ai cherché à reproduire artificiellement les aspects complexes et si divers que je venais d'observer. Dans une première partie, j'ai provoqué un *traumatisme mécanique* du point végétatif : piqûres transversales ou longitudinales, ligatures. L'organe, dans tous les cas, pouvait continuer sa croissance. Cela m'a permis de préciser et de compléter les résultats acquis d'une part, de les étendre à des espèces différentes d'autre part.

Considérant qu'une lésion cellulaire détermine la mort des éléments qu'elle atteint, et que toute nécrose s'accompagne de formations acides, j'ai pensé que la perturbation chimique locale pouvait être un des facteurs de réaction de la plante. Dans une seconde partie, j'ai donc provoqué un *traumatisme chimique* du point végétatif par un contact bref ou prolongé de l'extrémité de la racine avec un acide de dilution variable, espérant ainsi pénétrer plus intimement dans le mécanisme de la réaction des tissus.

Trois années ont été consacrées à ce travail analytique ; les conclusions concordantes et précises, étayées sur un nombre considérable d'échantillons, me permettaient d'en chercher une application. Je me suis proposé d'étudier des plantules atteintes de zoocécidie, non pas dans le but de faire une description ou une ontogénie de la galle en elle-même, mais avec l'intention de rechercher, dans toute la racine, les modi-

fications anatomiques imputables au *traumatisme biologique* que constituent la piquûre (traumatisme mécanique) suivie de l'émission de liquides nocifs pendant la ponte et le développement de la larve (traumatisme chimique). Si les résultats acquis dans les deux premiers chapitres sont définitifs, notamment la notion jusqu'ici à peine étudiée d'*influence à distance*, la structure de la racine doit être profondément modifiée, même à une distance appréciable du niveau lésé. Et en effet, dépassant largement toute prévision, les perturbations ont atteint une telle ampleur qu'elles ont nécessité plus d'une année de travail et m'ont amenée à remanier le contenu de mon mémoire pour lui garder un volume normal ; j'ai dû réduire à l'essentiel les descriptions des deux premiers chapitres, n'en conservant strictement que les passages destinés à justifier les résultats indispensables à la compréhension du dernier.

Le plan adopté est le suivant :

1^o *Partie synthétique*. — Exposé et illustration descriptive, sur des figures particulièrement favorables mais empruntées à des échantillons variés, de chacun des résultats utilisés ultérieurement ; ces résultats ayant été d'ailleurs indifféremment obtenus :

a. Chez des racines présentant des lésions d'origine inconnue ;

b. Chez des racines lésées expérimentalement par voie mécanique ;

c. Chez des racines lésées expérimentalement par voie chimique.

2^o *Partie analytique*. — Je suivrai pas à pas, depuis la pointe de la racine jusqu'à la base de la tige épicotylée, toutes les perturbations anatomiques conférées à une plantule de Chou par la présence d'une zoocécidie du collet.

*
* *

Ces recherches ont été poursuivies au Laboratoire des Travaux pratiques de Biologie végétale (P. C. B.) de la

Faculté des Sciences de Paris. C'est un très agréable devoir pour moi d'exprimer ma vive gratitude à tous ceux qui, de différentes façons, y ont favorisé mon travail.

C'est d'abord à M. A. DAUPHINÉ, Directeur de ce laboratoire, que vont tous mes remerciements. Sympathiquement intéressé à des expérimentations qui prolongeaient et complétaient les siennes, il les a dirigées et encouragées de la manière la plus active, me faisant profiter sans réserve de son expérience et de sa compétence.

Je tiens à assurer M. le Professeur A. GUILLIERMOND, Membre de l'Institut, de ma plus entière gratitude. Je ne puis oublier la bienveillance et la générosité avec lesquelles il a bien voulu m'inscrire dans son laboratoire de la Faculté des Sciences, en 1929, en vue de la préparation au Diplôme d'Études Supérieures. Le puissant intérêt qu'il porte à tous les domaines de l'activité scientifique l'a conduit à suivre les résultats et les progrès de mes recherches d'Anatomie expérimentale avec une particulière sollicitude dont je lui garde une respectueuse reconnaissance. Aujourd'hui encore, il me fait l'honneur de présider la soutenance de ma thèse ; qu'il veuille me permettre de l'en remercier profondément.

Je suis touchée de l'obligeance avec laquelle M. le Professeur L. BLARINGHEM, Membre de l'Institut, a autorisé la publication de ce mémoire dans les *Annales des Sciences Naturelles*, qu'il dirige. Je le prie également d'agréer ma respectueuse reconnaissance.

Je n'aurai garde d'oublier dans mes remerciements tous les collègues du laboratoire qui, de quelque façon que ce soit, m'ont rendu service : notamment M. A. DE CUGNAC, par sa richesse de documentation bibliographique ; M. J. CHAZE, par des renseignements bibliographiques et un matériel d'expérimentation.

C'est avec un accent tout spécial que j'affirmerai ma vive gratitude envers M. G. BOUVRAIN. Si je ne dois qu'au hasard la chance enviable d'avoir été son élève au P. C. N., il n'en est pas moins vrai que lui seul fit de moi une anatomiste. C'est à la flamme communicative qui anime ses exposés sur les « lois de l'Évolution vasculaire » ou les théories de « l'Accé-

lération basifuge » et de la « Phyllorhize » qu'est due l'orientation de mes études. Je n'essayerai pas de retrouver ce dont, depuis douze ans, je lui suis redevable ; pour le plus infime détail matériel comme pour la plus serrée des discussions scientifiques, je l'ai toujours trouvé inlassablement prêt à m'écouter.

Je me reprocherais de clore cette liste sans formuler une pensée émue à la mémoire de G. CHAUVEAUD. Avec une infinie bonté, il avait bien voulu s'intéresser au début de mes recherches et se réjouir des premiers résultats qui apportaient un nouveau témoignage de l'exactitude et de la fécondité de ses propres travaux. Sa satisfaction me fut alors un grand encouragement. Qu'il me soit permis d'exprimer ici le souvenir reconnaissant que je lui garde et de lui offrir les fruits d'un travail étayé tout entier par le sien.

Enfin, mes remerciements s'adresseront aussi au Conseil de la Faculté des Sciences de Paris, qui, à diverses reprises, m'a accordé une bourse de doctorat sur la Fondation Commercey ; au Conseil d'Administration de la Caisse des Recherches Scientifiques pour les subventions dont il a bien voulu me faire bénéficier.

*
* *

Je n'ai nullement l'intention de donner un historique complet des travaux aussi abondants que diversement orientés qui ont eu pour objet l'étude des traumatismes. On trouvera à l'index bibliographique un aperçu général des mémoires qui présentent quelque parenté avec le mien. Je me limiterai volontairement ici au rappel des publications auxquelles j'ai dû me référer, soit qu'elles résumaient des recherches analogues à celles que je poursuivais (dans leur ensemble ou sur un point précis), soit qu'elles ouvraient de nouvelles voies à l'investigation. Je les énumérerai en fonction de leur utilisation, suivant un ordre défini que je justifierai progressivement.

Étude anatomique de racines traumatisées mécaniquement.

En 1896, partant des résultats publiés par FRANK [62], SACHS [111], CIESIELSKI [28] et PRANTL [107], LOPRIORE [86] entreprend l'étude des régénérations possibles de racines fendues — régénérations que contestera plus tard M^{me} BLOCH [8]. Il fend complètement l'extrémité végétative de la racine en deux moitiés distinctes, ou bien il fait pénétrer un scalpel aigu au-dessus de la pointe, respectant ainsi l'intégralité du méristème. Dans ce cas, il n'observe pas de modifications dans la structure de l'appareil conducteur. Au contraire, il formule des conclusions nombreuses et très intéressantes à la suite de l'étude des racines complètement fendues.

1^o Les racines fendues s'accroissent au delà de la séparation ; leurs moitiés se régénèrent d'une manière totale chaque fois qu'une partie de la région de séparation est détruite ;

2^o Le cours de la régénération dépend : de l'état de développement des racines ; plus la racine est jeune, plus la régénération est rapide ; — de la rapidité de croissance de l'espèce ; — des conditions extérieures (chaleur, humidité) ; — du moment de l'année ; — de la façon dont la coupure est pratiquée ;

3^o On note la formation extrêmement riche de racines latérales nées en face des sommets de xylème et se soudant soit les unes aux autres (collatérales), soit les unes sur les autres (sérielles), mais se séparant au cours de leur croissance ;

4^o Au point de vue anatomique, les moitiés en voie de régénération reprennent à leur partie basilaire presque complètement le caractère normal ou ne le reprennent pas, suivant la proximité ou l'éloignement de la fente et du méristème ;

5^o Tous les tissus sont régénérés (épiderme, écorce, corps fibro-vasculaires) ;

6^o Les processus de régénération sont différents chez les Monocotylédones et chez les Dicotylédones ; chez les premières, endoderme, phloème et xylème se régénèrent en même temps. Chez les Dicotylédones, la régénération de l'endoderme précède le rétablissement des derniers arcs de xylème et de phloème. La formation de nouveaux groupes de xylème,

chez les Dicotylédones, se produit de telle sorte que de nouveaux premiers faisceaux se placent du côté interne des sommets déjà préexistants ; les derniers çà et là sur la coupe, en forme de fuseaux, se répartissent dans le milieu. Ou bien, les nouveaux premiers faisceaux sont situés à la périphérie sous le péricambium, et à ceux-ci s'ajoutent de nouveaux faisceaux vers l'intérieur.

Cette fin demandait à être précisée ; il a surtout manqué à LOPRIORE la connaissance des lois précises de l'Évolution vasculaire révélées quinze ans plus tard par G. CHAUVÉAUD [23] et sans lesquelles il n'a pu interpréter rationnellement ses résultats. Presque toujours en accord avec lui, j'essayerai de compléter et d'éclairer ses conclusions.

En 1904, M. MOLLIARD [95] détermine une dichotomie de la racine et une polystélie de l'hypocotyle par piqure axiale de la radicule dans les plantules de *Knautia*.

En 1904 également M. J. BEDELIAN [4] montre que « les racines des plantes développées en serre gardent beaucoup plus longtemps une structure d'aspect jeune. Les vaisseaux y sont moins nombreux, plus étroits, le bois primaire plus longuement développé, le liber secondaire plus tardif, l'écorce réduite ». Il arrive à des résultats opposés à ceux que provoquent les traumatismes mécaniques.

En 1909, LEDOUX [83] sectionne des radicules *avant le semis*, soit à leur base, soit au milieu, soit latéralement au point végétatif de façon à laisser un peu de méristème. Contrairement à LOPRIORE, dit-il, il n'assiste jamais à une « régénération des racines », mais à un « remplacement ». La suppléance se fait par des radicules dont il précise fort bien les différentes insertions, mais qu'il appelle racines. Il insiste sur le fait qu'il obtient des « racines » à 0, 2, 3, 4, 5 faisceaux du bois alternant avec autant de faisceaux de liber, alors que ces nombres sont normaux dans les « radicules », dont les racines sont binaires. Il ne donne aucune figure de détail et n'indique pas le niveau de ses schémas, de telle sorte que, lorsqu'il signale en conclusion que « les formations secondaires sont retardées et remplacées par des formations de métaxylème et de métapholème », on est en

droit de se demander s'il ne s'agit pas des niveaux où la phase intermédiaire est normalement bien développée, dans le Lupin en particulier.

En 1914, M. MOLLIARD [97] étudie la structure anormale de racines compressées par suite de leur croissance en terrain schisteux ; il signale que :

- 1° Les cellules présentent une taille sensiblement moindre ;
- 2° Les éléments vivants subissent une déformation assez faible, mais les cellules mortes, telles que les vaisseaux du bois, sont fortement aplaties ;
- 3° Les cloisonnements cellulaires sont arrêtés pour certaine valeur de la pression, sans que les cellules cessent de vivre ;
- 4° Les éléments du bois et du liber se développent surtout parallèlement au plan de pression ;
- 5° Les éléments fibreux subissent une réduction importante ou totale ;
- 6° Il se produit corrélativement une hyperplasie aux deux extrémités du grand axe de la racine comprimée.

En 1924, M^{me} E. BLOCH [8] reproduit expérimentalement les anomalies de structure signalées par M. MOLLIARD [97] en comprimant des tiges en voie de croissance et leur reconnaît alors des caractères de rhizomes. Elle signale que « certaines actions mécaniques ont sur le fonctionnement des assises génératrices un pouvoir inhibiteur ou excitateur ». Mais ce pouvoir résulte ici d'une impossibilité ou d'une possibilité d'accroissement en épaisseur de l'organe suivant que l'assise génératrice est parallèle ou non au plan de pression ; c'est dans un sens tout différent que je parlerai d'*actions inhibitrice ou accélératrice sur les différenciations*.

En 1921 et dans les années suivantes, A. DAUPHINÉ [34] produit expérimentalement une accélération momentanée dans l'évolution de l'appareil conducteur en supprimant le point végétatif de racines de Lupin : les éléments les plus primitifs de l'appareil conducteur, nécrosés, forment une bande diamétrale cicatricielle et sont remplacés par des éléments superposés et secondaires qui ne seraient venus que beaucoup plus tard dans une évolution normale. L'applica-

tion rationnelle des lois de l'évolution vasculaire énoncées par G. CHAUVEAUD [23] en 1911 lui permet ensuite (1922) [35] d'interpréter rigoureusement les anomalies de structure présentées par une racine pathologique de *Faba* et même (1923) [39] d'étendre ses résultats en les vérifiant, sur des microphotos accompagnant le travail de BUSCALIONI et ROCCELLA (1922) [14] au sujet d'une plantule anormale d'*Amygdalus communis*. Ces auteurs avaient essayé vainement de justifier les aspects observés en s'appuyant sur les théories alors classiques de VAN TIEGHEM ou de BERTRAND et avouaient leur impuissance.

En 1924, BAMBACIONI [1] conteste à DAUPHINÉ l'interprétation qu'il donne des lignes radiales présentées par les racines d'Amandier étudiées par BUSCALIONI et ROCCELLA. Pour lui, ce sont les « lignes de soudure de quatre racines dérivées de la polytomie de la racine principale ». Et il appuie son opinion sur la présence de poils radicaux dans la cavité centrale. En fait, au point de vue strictement descriptif, son mémoire et le mien ont de très nombreux points de contact ; ils diffèrent radicalement dans les interprétations. En particulier, cet auteur ne signale aucun phénomène d'accélération évolutive ; au contraire, et me rangeant par là à l'avis de DAUPHINÉ, je serai amenée à expliquer par des phénomènes d'accélération de développement les aspects pathologiques observés.

Travaux tendant à déceler les causes internes des modifications de structure. — En 1907, J. LAURENT [82], à la suite d'expériences très variées, croit pouvoir réduire à deux les facteurs internes qui interviennent pour modifier la structure des végétaux :

1^o Les changements de pression osmotique qui occasionnent des changements de turgescence ;

2^o La nature spécifique des substances capables d'agir osmotiquement. Il estime que ces facteurs « peuvent donner la clef de la plupart des cas de tératologie, qu'ils soient dus à l'intervention d'un parasite, à un traumatisme ou à des causes purement internes ».

En 1907 également, M. MOLLIARD [96] démontre que des

tiges développées en atmosphère confinée acquièrent des caractères de rhizome. L'auteur conclut : « des conditions de nutrition comparables confèrent même anatomie ». Le calibre des vaisseaux diminue, le nombre des éléments criblés augmente ; du liber se différencie dans la région interne des formations libéro-ligneuses et même s'intercale au milieu du bois, comme cela se produit normalement dans les tubercules. En outre, dans l'axe hypocotylé de l'Ipomée, qui possède normalement du liber interne, l'auteur signale que « l'absorption du sucre exagère l'intervalle de temps qui sépare la formation du bois et celle du liber ». Dès 1904, J. LAURENT [81] avait noté l'apparition de « liber interne » chez le Pois, par suite de l'affluence de substances carbonées.

En 1923, PICADO [102] signale que certains Champignons parasites des plantes déterminent le brunissement des vaisseaux, le noircissement des tissus, la fanaison, la plasmolyse, *sans que l'agent pathogène soit sur place*. Il en donne une explication hypothétique : « des toxines, équivalentes à des toxines microbiennes », seraient-elles émises, ou bien serait-on en présence de « produits diastasiques divers entraînés par la circulation de la plante » ? Et il rappelle des essais d'extraction (Voir sa bibliographie).

On sait par ailleurs que l'existence d'hormones végétales est admise par F. W. WENT [127] et toute son école ; que G. HABERLANDT [70], [71], envisage l'intervention de « nécro-hormones » comme excitants des divisions cellulaires ; les « hormones de plaies » seraient susceptibles de déterminer le déclenchement des mitoses et, ce faisant, d'amener la cicatrisation des blessures.

Pour sa part, F. WEBER [126] ramène le mécanisme intime de l'excitation des mitoses à une modification du pH cellulaire.

Tenant le plus grand compte de ces diverses opinions, je n'aurai à opter ni pour l'une ni pour l'autre, me limitant, dans le cadre de ce travail, à étudier les effets, quelles qu'en soient les causes profondes.

Travaux relatifs à l'étude anatomique des galles. — En 1903,

dans un très important travail d'ensemble, C. HOUARD [75] étudie, du point de vue morphologique et anatomique, le cas précis auquel le hasard m'a conduite. Mais il note dans son introduction qu'il « a choisi des déformations présentant un axe de symétrie ou un plan de symétrie bien nets ». L'orientation même de ses recherches l'oblige d'ailleurs à se contenter d'observations rapides. Un point cependant m'avait fortement étonnée dans son analyse de la galle qui m'intéressait directement : il donne (p. 243) comme « coupe transversale schématique de la tige normale » le dessin d'une coupe située immédiatement au-dessous de la zoocécidie ; et d'autre part, il ne signale aucune modification anatomique dans la partie de la tige opposée à la galle. N'y aurait-il donc pas d'*influence à distance* imputable à un tel traumatisme ? Je reviendrai longuement sur ce sujet.

En 1903 également, M. MOLLIARD [93] signale une malformation des fleurs par *influence à distance* d'un parasite situé dans la souche du *Senecio Jacobea*. L'anatomie et la morphologie de la plante entière s'en trouvent modifiées.

En 1905, DAGUILLON [31] insiste sur la morphologie et surtout l'histologie d'une diptéroécidie de l'*Achillea millefolium*. Il signale, à l'intérieur de la zone vasculaire, un « parenchyme à longs éléments » qui présente des ponctuations et qui reste cellulosique, semblable au parenchyme normal de la moelle d'*Achillea*. Au point de vue de l'appareil conducteur, « la structure normale du faisceau libéro-ligneux, dit-il, subit une notable dégradation : quelques vaisseaux en files, du parenchyme intervasculaire, peu de liber, quelques fibres péricycliques mal lignifiées ». Enfin, il considère que la galle n'est qu'un bourgeon modifié.

En 1936, P. LÉGÉE [84] reprend exactement le même exemple que DAGUILLON et commence par contester à la galle la valeur de bourgeon modifié. En conséquence, il ne reconnaît pas comme pétiolaires les faisceaux libéro-ligneux qui « entourent en corbeille » la cavité larvaire, les décrit comme ayant une zone génératrice circulaire (malgré les indications de sa figure de détail) et en fait des faisceaux de tige résultant de la dislocation de l'anneau conducteur

continu. Il montre un cas intéressant « d'action à distance », mais sans références bibliographiques, qui pourtant sont nombreuses au moment où il travaille.

En 1935, M^{me} VORMS-RAVILLARD [122] arrête le développement des galles. Bien que ses recherches aient une orientation toute spéciale de ce fait, je retiens cependant de ses conclusions que, si « la larve n'est supprimée que tardivement, l'arrêt du développement de la galle n'est pas instantané; il se produit, après la suppression de la larve cécidogène, un faible accroissement de volume, d'autant plus marqué que la larve est plus jeune au moment de la piqure ».

Tels sont les mémoires auxquels je me suis référée pour l'ensemble de mon travail. J'énumérerai maintenant ceux qui m'ont fourni des précisions sur certains points de détail.

Travaux relatifs aux cicatrisations et néoformations. — C'est surtout au gros travail que constitue la thèse récente de R. ULRICH [117] que je me suis reportée pour tout ce qui concerne les phénomènes de cicatrisation; on trouvera une importante bibliographie de la question dans son mémoire. Je ne citerai ici que les recherches de TISON [112] et [113] et de MULLER [98] à cause des termes que je leur emprunterai après A. MEYER et ULRICH.

Les lésions ne sont d'ailleurs pas les seules causes capables de déterminer cette réaction biologique des tissus que constituent les formations subérophellodermiques anormales; J. MAHEU et COMBES [87] signalent que des obstructions et décompositions de vaisseaux, canaux, laticifères, amènent même résultat. Là aussi, la plante isole la cause de perturbation.

G. GARNIER [64] montre que les étirements de cellules provoquent des divisions cellulaires réalisées par des parois perpendiculaires à la direction de la traction. Dans le cas d'une lésion, la réaction que manifestent les cellules et qui aboutit au comblement de la lacune serait donc, dans ses résultats, comparable à celle qui suit un étirement.

Dans un ordre d'idées un peu différent, R. J. GAUTHERET [65], en accord avec JOST [77], admet que les parties

différenciées agissent sur les tissus jeunes et déterminent leur évolution, dans la régénération des méristèmes isolés. Toutefois, ajoute-t-il, l'évolution des cellules semble déterminée de bonne heure (pointes de 2 mm pour des racines de Maïs).

Insertion normale des radicelles. — Depuis les travaux de VAN TIEGHEM et DOULIOT (1888) [120], on sait les modalités de la formation des radicelles. En 1931, M^{lle} L. RICARD [109 et 110] précise la disposition anatomique de leur raccord vasculaire. Elle montre une tendance plus ou moins parfaite mais générale à la constitution d'une « lame vasculaire dans la région la plus primitive de la radicelle, lame disposée dans un plan vertical passant par le faisceau correspondant de la racine-mère » ; et ceci, bien que, dans la plupart des cas, la radicelle acquière ultérieurement un nombre de convergents supérieur à deux. Elle note alors comment se fait le passage de la structure binaire primitive à une structure plus complexe.

Anomalies dans les péricycles. — En 1901, H. DEVAUX [46], étudiant l'accroissement tangentiel des tissus situés à l'extérieur du cambium, signale qu'en général le parenchyme libérien s'accroît peu, mais que son accroissement propre, combiné avec celui du parenchyme péricyclique, peut amener une rupture des « faisceaux péricycliques ».

De 1899 à 1901, J. PITARD [104 et 105] étudie l'évolution du péricycle des Angiospermes. Il se produit dans cette zone soumise à des tractions tangentielles du fait de la croissance des tiges soit des accroissements et cloisonnements cellulaires (tissus cellulósiques), soit des étirements, aplatissements, ruptures ou fractures des éléments sclérifiés.

Épaississements caractérisés ou données nouvelles sur la membrane. — VAN TIEGHEM décrit dès 1887 [119] le mode particulier suivant lequel se constitue ce qu'il appelle le « réseau sus-endodermique », notamment chez les Crucifères.

Beaucoup plus récemment (1933), une note de A. DAUPHINÉ [41], extraite d'un travail d'ensemble sur la consti-

tution de la membrane, tend à prouver, d'accord avec BARANETZKI [2], que toute membrane présente à un moment donné de son existence un « réseau » destiné à disparaître plus ou moins au cours de son évolution.

*
* *

Avant de passer à la partie originale de ce travail, il y a lieu de préciser que les notions fondamentales auxquelles il sera fréquemment fait appel doivent être entendues comme les a comprises et définies G. CHAUXEAUD dans son mémoire de 1911 [23] ; par exemple la notion d'*accélération basijuge* qui entraîne celle d'*espèces très accélérées* ou d'*espèces peu accélérées*. J'utiliserai également la notion nouvelle introduite en Anatomie végétale par G. CHAUXEAUD en 1921 sous le nom de *convergent* [25] et, afin de donner aux descriptions toute la précision nécessaire, j'appliquerai le système de notation proposé par A. DAUPHINÉ en 1922 [35] pour désigner les convergents et distinguer leurs parties constitutives. Je rappellerai simplement ici que les expressions « droite » et « gauche » sont définies par la droite et la gauche d'un observateur qui, placé en face et à l'extérieur du xylème alterne du convergent, regarde le centre de l'organe.

RECHERCHES PERSONNELLES

PREMIÈRE PARTIE

Exposé synthétique des principaux résultats obtenus par une étude anatomique minutieuse de racines présentant des lésions d'origine inconnue et de racines lésées expérimentalement par voies mécanique et chimique.

On savait, au moment où j'entrepris ce travail, que des traumatismes accidentels ou provoqués amenaient des modifications anatomiques dans l'appareil conducteur de la racine ; A. DAUPHINÉ [35] venait notamment de montrer qu'une accélération précise se manifestait dans l'évolution des éléments vasculaires au niveau lésé et au-dessus de lui : la racine perturbée ne présente jamais la même structure qu'une racine normale de même âge, considérée à un niveau comparable ; elle en diffère soit par un développement plus rapide des éléments du xylème, toutes les phases évolutives étant représentées soit par une suppression de certaines de ces phases, accompagnée de la différenciation d'éléments qui seraient apparus beaucoup plus tard dans une évolution normale.

Ayant eu l'occasion de récolter quelques racines de Fève présentant des lésions accidentelles (1) et dont la blessure n'avait pas arrêté la croissance, j'ai pu suivre le fonctionne-

(1) Des graines de Fève mises à germer dans de la sciure humide, sans aucune précaution, au laboratoire, ont donné des germinations d'apparence normale, mais dont les racines portaient une lésion très près de la base de l'hypocotyle.

ment du méristème après sa lésion et assister à la reconstitution progressive d'une structure normale. Guidée par les travaux de DAUPHINÉ [36] qui, sectionnant le point végétatif de racines de *Lupin*, réussit à reproduire expérimentalement les anomalies de structure qu'il avait observées dans des échantillons à traumatisme accidentel, j'ai cherché à provoquer des blessures moins brutales qu'une suppression complète du méristème, de façon à laisser à l'organe la possibilité de continuer sa croissance après la blessure. J'ai opéré par piqûres et ligatures, par nutrition acide et brûlure chimique.

Conditions expérimentales.

1^o TRAUMATISMES MÉCANIQUES. — Des graines de *Faba vulgaris*, *Lupinus albus*, *Ricinus communis*, *Cnicus benedictus*, *Cucurbita pepo*, sont mises à germer dans la sciure ou mieux dans la Sphaigne humide. 3 jours après pour les plantules de *Faba*, *Lupinus* et *Cnicus*, 5 jours après pour celles de *Ricinus* et *Cucurbita*, les racines ont atteint une longueur de 1 à 3 cm. A l'aide d'une aiguille très mince, elles sont piquées au niveau du point végétatif, quelques-unes longitudinalement, la plupart transversalement; d'autres sont ligaturées à 2 ou 3 mm. de la pointe par un cheveu. Toutes sont replacées dans la Sphaigne, où elles continuent à croître. Les récoltes sont faites progressivement à 3, 5, 7, jusqu'à 12 jours après lésion. L'âge des plantules est donc 6, 8 jours, etc., pour *Faba*, *Lupinus* et *Cnicus*; 8, 10 jours, etc., pour *Ricinus* et *Cucurbita*.

2^o TRAUMATISMES CHIMIQUES. — J'ai suivi deux voies différentes dans cette deuxième série d'expérimentation.

a. *Culture sur eau acidulée*. — Des plantules de *Lupin* germées sur Sphaigne humide et âgées de 2 à 5 jours sont placées dans le dispositif expérimental représenté par la figure 1, de telle sorte que la pointe de la racine soit au contact avec la solution ou bien y plonge sur une longueur de 1 cm. Pour éviter que les vapeurs acides contenues dans le flacon

n'altèrent les cellules périphériques de la racine, une couche d'huile recouvre la surface de l'eau acidulée dans quelques-unes des cultures et, parallèlement, des plantules croissent dans les mêmes conditions mais sur eau pure.

Les solutions employées sont des solutions aqueuses d'acide chlorhydrique dont la concentration varie de 2 p. 100 à 0,05 p. 100, — ceci exprimé en partant de HCl pur du commerce de densité 1,19, — c'est-à-dire des solutions très diluées. Les récoltes sont faites progressivement après 2, 3, etc., jusqu'à 7 jours de culture sur acide étendu.



Fig. 1.

b. *Brûlure par acide fort.* — Des plantules de Lupin germées sur Sphaigne humide et âgées de 3 jours, dont la racine a déjà 10 cm environ (germination de juin), sont mises au contact d'une goutte d'HCl pur du commerce, de densité 1,19, de façon que 1 cm environ de la pointe de la racine baigne dans l'acide pendant 4 à 5 secondes. Les échantillons ainsi traumatisés sont remis sur Sphaigne humide, où ils continuent à croître. Ils sont récoltés après 7 jours, donc âgés de 10 jours.



Fig. 2.

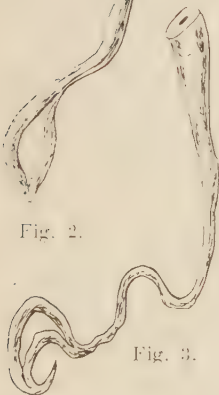


Fig. 3.

CARACTÈRES MORPHOLOGIQUES.

Quelle que soit la nature du traumatisme subi, toute racine blessée développe précocement et abondamment un épais chevelu de radicelles — ce qu'ont toujours signalé les auteurs, notamment LOPRIORE [86]. Mais les aspects extérieurs varient, pour la racine principale, avec la cause perturbatrice.

1° APRÈS PIQÛRE. — Les lésions étant d'intensité variable, les réactions de l'organe sont inégales ; les moins abîmées

des racines présentent un sillon longitudinal superficiel de quelques millimètres à 2 cm de longueur, au-dessus et au-dessous du point de pénétration de l'aiguille ; d'autres sont élargies et plates avec plusieurs sillons qui donnent à la surface une apparence cordée ; certaines ont été transpercées



Fig. 4.



Fig. 5.

par l'aiguille : il en résulte une bifurcation temporaire de l'organe ; la fente due à la piqûre s'étant exagérée par suite de l'accroissement intercalaire peut atteindre plusieurs centimètres (fig. 2 et 3) ; chez d'autres enfin, l'importance et la profondeur de la lésion ont entraîné la destruction d'une partie latérale du méristème ; la racine devient passagèrement grêle, ne correspondant plus qu'à une portion de l'organe, puis reprend progressivement un aspect normal vers la pointe (fig. 4). Dans tous les cas, les racines se sont recroquevillées et tordues au-dessous du niveau blessé, formant même des boucles complètes (fig. 5), et l'étude anatomique a montré que l'organe était morphologiquement d'autant plus tourmenté que la reconstitution de la structure normale était plus lente.

2^o CULTURE SUR ACIDE TRÈS DILUÉ. — Les échantillons mis sur eau acidulée présentent rapidement les mêmes caractères morphologiques. Pour tous, la croissance en longueur est immédiatement arrêtée ; cet arrêt est évidemment dû à la mort des éléments du point végétatif, car, en aucun cas, de telles racines soigneusement lavées et remises sur eau pure n'ont repris leur accroissement en longueur. A la pointe de la racine se constitue une région renflée en massue, trans-

lucide, de 1 cm de longueur environ, due à une imbibition par le liquide ambiant (fig. 6 et 7). Au-dessus vient une région très amincie, l'organe paraît desséché et contracté sur une longueur de plusieurs centimètres pour les solutions de 1 et 2 p. 100, 1 cm environ pour les teneurs plus faibles — et ceci quel que soit le temps de culture sur acide. Au-dessus, brusquement, la racine retrouve son diamètre normal, et l'état de la gemmule atteste que la plantule vit toujours.

3^o APRÈS UN CONTACT BREF DE LA POINTE
RADICULAIRE
AVEC HCL
CONCENTRÉ.
— Cette fois
encore, tous



Fig. 6.

Fig. 7.

les échantillons présentent les mêmes réactions extérieures. Tout d'abord, le dernier demi-centimètre de la racine perd sa turgescence, se flétrit et devient translucide. Pendant les 2 ou 3 jours qui suivent l'expérimentation, l'extrémité de la racine se colore fortement en rouge orangé sur une longueur de 1 cm environ ; puis cette partie brunit et ses tissus se désagrègent. Deux filaments blanchâtres persistent ; ce sont les formations ligneuses des deux convergents, le Lupin étant caractérisé par une racine binaire (fig. 8). Cependant, la plante continue à vivre et à se développer ; elle a 10 jours au moment de la récolte et présente alors 2 feuilles épicotylées bien développées et une gemmule en parfait état.

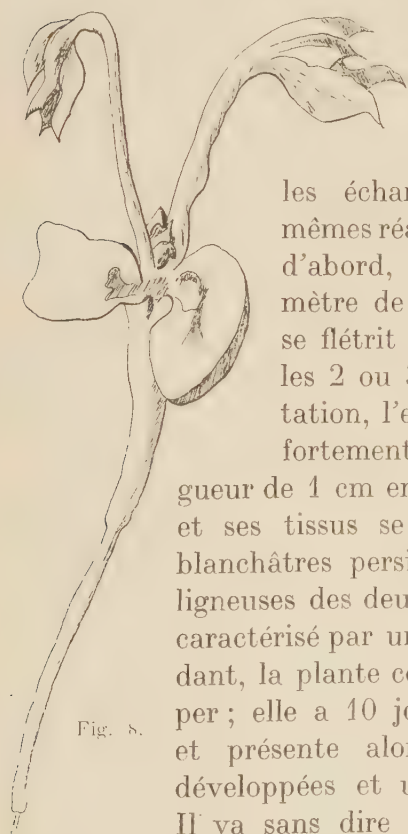


Fig. 8.

Il va sans dire que la croissance en longueur de la racine principale est arrêtée dès le contact avec l'acide.

TECHNIQUE DE L'ÉTUDE ANATOMIQUE. — L'étude anatomique a été faite par des séries de coupes débitant l'échantillon de la base de l'axe hypocotylé à la pointe de la racine, c'est-à-dire dans le sens de l'accroissement de l'organe — ceci présente l'avantage de suivre la réaction du méristème, au-dessous et après la lésion, dans l'ordre même où elle a eu lieu dans l'espace et dans le temps. Dans cet exposé synthétique, j'aurai le plus souvent à fournir une coupe isolée ; je préciserai alors la nature, l'âge, le genre de traumatisme subi par l'échantillon auquel elle est empruntée ainsi que son niveau. Chaque fois que je serai amenée à fournir plusieurs coupes dans la même racine, elles se succéderont dans l'ordre indiqué ci-dessus. Enfin, toutes les comparaisons établies entre des plantules normales et des plantules pathologiques le sont pour des *niveaux comparables*, c'est-à-dire équivalents en âge, et situés à la même distance de la démarcation morphologique stable qu'est le collet.

PRINCIPALES CONSÉQUENCES ANATOMIQUES DES TRAUMATISMES.

Quelle que soit la cause perturbatrice, à la seule condition que les tissus lésés ne soient pas trop superficiels, l'appareil conducteur d'une racine traumatisée ne présente jamais la même structure qu'une racine normale de même âge, considérée à un niveau comparable.

ACTION DIRECTE DES LÉSIONS. — J'ai dû distinguer, dans le cours de mes observations, *des suppressions directes d'éléments*, c'est-à-dire des destructions d'éléments différenciés ou non, *directement atteints par l'agent perturbateur*. On observe à leur emplacement une lacune, une ligne cicatricielle, ou du parenchyme de remplissage ; quand il s'agit d'éléments vasculaires différenciés, il arrive fréquemment que des traces de lignine témoignent de leur existence. Les auteurs ont signalé de telles destructions. A. Dauphiné [35] les observe dans une racine pathologique de Fève et [36] les provoque expérimentalement dans le Lupin. J'ai pu en retrouver dans

tous mes échantillons, indépendamment de la nature du traumatisme subi, et je serai amenée à en signaler dans la plupart des figures de ce mémoire.

ACTION INDIRECTE DES LÉSIONS. — Infiniment variée dans ses modalités et dans son intensité, l'action indirecte a nécessité une étude serrée qui m'a conduite à de nombreuses conclusions.

Par *action indirecte* ou *influence à distance* des lésions, j'entends toute une série de *manifestations anormales dans l'anatomie de la racine*, particulièrement dans l'évolution de l'appareil conducteur, réactions qui sont la conséquence du traumatisme, *bien que les éléments qui réagissent ne soient pas en relation directe avec lui* ; la perturbation leur est transmise par voie cellulaire.

Cette action indirecte se manifeste suivant 3 voies essentielles quand elle affecte les vaisseaux ; et ceci, que l'on soit au niveau même du maximum de lésion ou qu'on s'en éloigne au-dessus comme au-dessous. Je me propose de les préciser en fixant par des schémas les aspects les plus fréquents.

I. Résorption provoquée des éléments les plus primitifs du xylème. — On sait qu'un phénomène corrélatif de l'accélération basifuge normale amène la résorption des vaisseaux des premières phases de l'évolution, vaisseaux qui ont cessé d'être fonctionnels. C'est ainsi que, dans un axe hypocotylé appartenant à une espèce peu accélérée, nous assistons à la résorption de tous les éléments de la phase alterne, puis des éléments des phases intermédiaires, dans l'ordre même de leur différenciation ; dans une tige épicotylée, dans une feuille, les éléments de la phase superposée les premiers formés se résorbent et disparaissent de façon analogue. Normalement, le xylème de la racine échappe à ce phénomène. Un des premiers résultats du développement pathologique de la racine est de faire apparaître dans cet organe une réaction qui lui est normalement étrangère, aussi soumise soit-elle à l'accélération basifuge, — *quelle que soit la nature du traumatisme, au niveau du maximum de lésion, au-dessus de lui,*

au-dessous de lui, nous avons vu se résorber les vaisseaux alternes les plus anciens avec une fréquence étonnante. C'est ce que prouvent les figures suivantes :

La figure 9 est empruntée à une racine de *Vicia Faba* ; la plantule a 8 jours au moment de la récolte et porte une



Fig. 9.

lésion accidentelle qui se traduit par un sillon de 4 cm environ commençant à 2 ou 3 mm du collet. La coupe est faite à 2 cm du collet, au niveau lésé. La racine possède 5 convergents quand elle est intacte ; on voit que la lésion a été profonde ; détruisant une partie de l'écorce et du cylindre central, elle *supprime directement* tous les vaisseaux alternes du convergent E qui de ce fait n'est représenté que par

son aile gauche : quelques éléments criblés et quelques vaisseaux superposés Esg hâtivement apparus. Les convergents A, B et C sont intacts : leur phase alterne complète est accompagnée du début de la phase intermédiaire ; pour le plus proche des tissus blessés, C, il s'y joint 3 vaisseaux appartenant à la phase superposée Csg. Le 4^e convergent D nous intéresse davantage. Un diverticule de la déchirure atteint ses vaisseaux alternes profonds, qui ne subissent aucune *destruction directe* ; il en sera cependant très modifié. Si, comme les 3 autres et plus qu'eux parce que plus proche de la cause perturbante, il présente des vaisseaux appartenant aux phases intermédiaires et superposées Dsg, Dsd, il apparaît comme tronqué : *ses vaisseaux alternes primitifs se sont résorbés sans laisser aucune trace.*

Le 2^e exemple est pris dans une racine de *Vicia Faba*, dont nous avons donné l'aspect extérieur (fig. 2) — échantillon âgé de 6 jours, récolté 3 jours après *piqûre terminale axiale* qui a provoqué une bifurcation de l'organe atteignant 1 cm.

Les deux moitiés de racine ne se rejoignent qu'à l'extrémité, seul le point végétatif semble commun; une croissance prolongée aurait peut-être fourni une racine unique. La figure 10 représente une coupe située 2 mm avant la bifurcation: nous sommes donc *légèrement au-dessus des tissus directement détruits par l'aiguille*. Toutefois, une lacune considérable occupe la région médullaire: elle est proche des éléments conducteurs de la partie supérieure du cylindre central et se prolonge par 2 cicatrices dans le tissu cortical. La racine possède une structure quaternaire et les cicatrices traversent 2 des faisceaux criblés, d'où une déformation notable de la section; *aucune destruction*

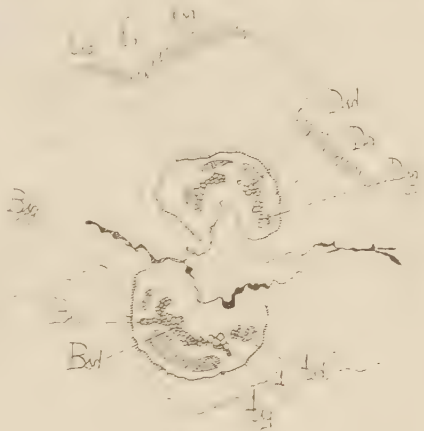


FIG. 10

directe de vaisseaux ne s'est produite. Cependant, un seul convergent présente intégralement sa phase alterne Ba: il est légèrement tordu, ses vaisseaux alternes les plus profonds se différenciant vers la droite. Le convergent A, qui se trouve dans la même demi-racine, a perdu ses 2 ou 3 premiers vaisseaux: mais les deux autres, dans le secteur plus profondément perturbé, sont très incomplets: le convergent D est réduit à 3 vaisseaux alternes, étroits, auxquels font suite, après une solution de continuité qui correspond à la phase intermédiaire non différenciée, 2 groupes de vaisseaux superposés Dsg et Dsd: la phase alterne du convergent C est, elle aussi, réduite à 3 vaisseaux, mais ils sont plus normaux que ceux du convergent D: ils semblent être les 3 derniers des vaisseaux alternes et sont suivis par les éléments des phases ultérieures de l'évolution. Sans qu'il y ait eu aucune destruction directe des vaisseaux, une *résorption appréciable des éléments les plus primitifs* a donc été provoquée pour 3 des convergents sur 4.

Je choisirai comme 3^e exemple une coupe appartenant

à une racine de *Lupinus albus* âgée de 11 jours et récoltée 8 jours après une piqure transversale de son point végétatif. Il en est résulté une bifurcation temporaire de l'organe, qui atteint 1/2 cm au moment de la récolte et commence à



Fig. 11.

3/4 cm du collet. Immédiatement au-dessus de ce point se trouve le niveau de la figure 11. L'ampleur des *destructions directes* y est considérable pour les tissus corticaux et criblés ; l'aiguille a pénétré de la gauche vers la droite, et on suit nettement son trajet à travers le cylindre central ; la déchirure de droite est une conséquence seconde de la lésion : le prolongement de la fente de la racine au-dessus d'elle par éclatement des tissus ; l'aiguille n'a touché aucun élément de xylème, et cependant l'un et l'autre des

convergenents sont anormalement représentés : B semble avoir tous ses vaisseaux alternes Ba (il manque peut-être le premier ou les deux premiers, la naissance proche d'une radicelle ne permet pas d'en juger) ; mais très vite limitée par suite de la non-différenciation des vaisseaux alternes les plus internes, la 1^{re} phase est suivie d'une ébauche de la 3^e phase hâtivement constituée : 3 vaisseaux de grand calibre et non au contact les uns des autres Bsg sont en superposition avec des éléments de phloème qui sont l'aile droite du faisceau criblé directement atteint par l'aiguille. Le convergent A nous fournit un cas de résorption provoquée des éléments de xylème les plus primitifs, et, cette fois, des traces de lignine témoignent de leur existence : en effet, sa phase alterne Aa est réduite à 4 vaisseaux anormalement développés d'ailleurs, précédés d'un parenchyme de comblement portant des ponctuations rouges (phloroglucine chlorique) aux angles cellulaires et sur quelques portions de membranes : aspect bien connu dans les hypocotyles d'espèces peu accélérées où des résorptions vasculaires

se produisent. A la droite des vaisseaux alternes fonctionnels, 2 minuscules vaisseaux superposés sont différenciés en face d'un ilot criblé relativement important : aile gauche du faisceau criblé directement détruit ; aucune vascularisation n'est effective sur leur gauche, où cependant des éléments de phloème sont décelables.

Un cas extrêmement intéressant de *résorption provoquée par influence à distance* des lésions est fourni par la figure 12 : coupe dans une racine de *Ricinus communis* dont le point

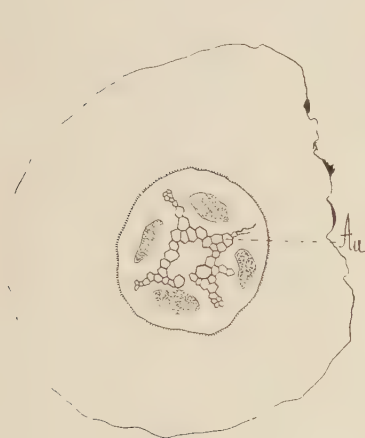


Fig. 12.

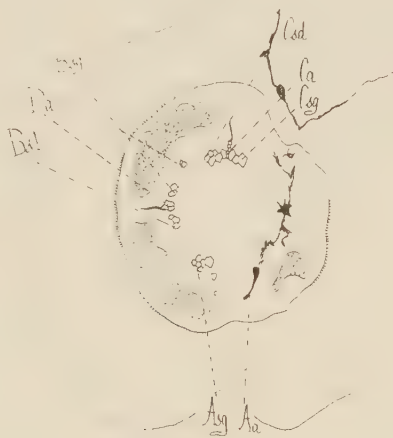


Fig. 13.

végétatif a subi une piqure transversale si peu intense qu'elle n'intéresse que superficiellement le tissu cortical. Récoltée 7 jours après le traumatisme, la plantule semble normale ; un sillon à peine indiqué apparaît sur 1 cm de la racine, à 6 cm du collet. La coupe est faite à la base du sillon et révèle une structure quaternaire ; la racine, à ce niveau, présente les éléments des phases alternes, intermédiaires et début, superposées. L'évolution s'est faite parallèlement pour chacun des 4 faisceaux vasculaires, mais pour le plus voisin du secteur lésé les éléments alternes primitifs sont résorbés, et l'un d'eux entre en voie de résorption : il est déformé, sa lignine altérée se colore mal ; les premiers ont laissé à leur place une lacune longue et étroite. Aucun doute ne peut ici subsister sur l'*influence indirecte ou à distance* des lésions.

La coupe suivante est empruntée à une racine de *Cucurbita pepo*, échantillon piqué transversalement à 5 jours et récolté à 10 ; racine tortueuse, épaisse, présentant un sillon assez profond au-dessous du point de pénétration de l'aiguille : $1/3$ cm au-dessous du collet. La coupe est faite à $1/5$ cm du collet (fig. 13). La lésion a intéressé le cylindre central latéralement et au niveau considéré ; la stèle est divisée en 2 parties inégales dont la plus petite ne présente aucune trace de vascularisation. Dans l'autre partie, 3 convergents sont décelables, mais à des stades évolutifs très différents : A a été *directement atteint* par l'aiguille ; sa phase alterne nous est transmise sous forme d'une cicatrice avec traces de lignification ; seuls les éléments superposés de gauche du convergent, hâtivement différenciés, le représentent au point de vue fonctionnel. Le 2^e convergent B est constitué par des *vaisseaux alternes résorbés*, les plus primitifs, par des vaisseaux alternes profonds intacts Ba, et par des vaisseaux superposés Bsd, Bsg précocement différenciés ; la phase intermédiaire manque. Le 3^e convergent C, quoique plus proche de l'entrée de l'aiguille, a conservé un aspect plus normal. Si l'*influence indirecte* du traumatisme n'avait amené la résorption de ses 2 ou 3 premiers éléments alternes, il serait complet. Le secteur droit du cylindre central aurait contenu un 4^e convergent dans une évolution normale ; ici, aucun vaisseau ne s'y est différencié, mais cela est dû à une forme de l'influence à distance des traumatismes que nous verrons ultérieurement ; il ne s'agit plus de résorption ici, mais de non-différenciation.

Pour ne pas multiplier abusivement les exemples, je donnerai comme dernier cas de résorptions vasculaires provoquées par des *traumatismes d'origine mécanique* une coupe empruntée à une racine de *Vicia Faba* ligaturée 7 jours après le semis et récoltée 5 jours après l'expérimentation. La croissance en épaisseur de l'organe a fait pénétrer profondément le cheveu dans les tissus ; le nœud surtout exerce une pression, et la racine est sectionnée inégalement en 2 tronçons longitudinaux dont un disparaît. La coupe étudiée (fig. 14) se trouve immédiatement au-dessus du niveau de la ligature, à 2 centimètres du collet. La symétrie radiale est presque intacte ; on n'a d'indi-

cation sur les tissus mortifiés que dans le parenchyme cortical périphérique. La racine est quaternaire : le début des 4 phases alternes était différencié au moment du traumatisme ; les différenciations se sont poursuivies de façon comparable pour les 4 convergents et au niveau considéré, au moment de la récolte, chaque faisceau vasculaire alterne est constitué par 3 catégories de vaisseaux : les premiers sont totalement

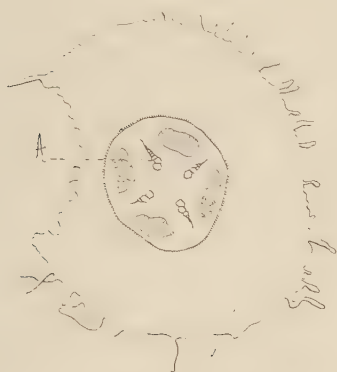


Fig. 14.



Fig. 15.

résorbés (2 ou 3), les suivants sont en voie de disparition, 2 ou 3 encore dont la lumière est déformée et la lignine altérée ; les derniers apparus, intacts, sont seuls fonctionnels ; la différenciation n'a pas dépassé le stade alterne. La figure 15 donne le détail du convergent A pour lequel une lacune étroite et longue commençant à 1 assise de cellules du péricycle se termine intérieurement par une membrane encore épaisse et verdâtre : emplacement des éléments disparus ; puis viennent 4 vaisseaux très petits se résorbant et enfin 2 grands vaisseaux normaux. *Il est intéressant non seulement d'obtenir une résorption que l'accélération basifuge normale ne provoque jamais, mais surtout de l'obtenir à un stade évolutif aussi jeune (phase alterne seule, bien que les premiers cloisonnements de la zone génératrice soient décelables).*

Je démontrerai de la même façon la généralité du phénomène dans des racines traumatisées par voie chimique. On pourrait alors objecter qu'il m'est difficile de connaître le niveau jusqu'où les traces d'acides sont montées, constituant

en quelque sorte la sève brute, dans les cas où je laisse croître la plantule au contact d'acide dilué. Or, des centaines de coupes m'ont permis d'identifier, à un niveau donné et pour une plantule déterminée, les vaisseaux fonctionnels, ceux qui ne l'étaient plus et ceux qui ne l'étaient pas encore. Pour parer à toute critique éventuelle, je choisirai comme exemple un échantillon de *Lupinus albus* laissé pendant 5 jours sur solution d'HCl dilué à 5 p. 100, celui-là même que représente la figure 7, mais j'en figurerai 3 niveaux correspondant à 3 états biologiques bien différents. La plantule a 10 jours au moment de la récolte et la racine mesure 7 centimètres.

La figure 16 correspond à une coupe située à 4,5 cm du collet (1,5 cm au-dessus du niveau de l'étranglement carac-



Fig. 16.



Fig. 17.

téristique). L'appareil vasculaire y est représenté par les éléments de la phase alterne suivis des premiers éléments de la phase intermédiaire en voie de différenciation. Pour l'un des 2 convergents, A, la moitié externe des vaisseaux alternes est altérée par *influence à distance* ; on peut encore compter les éléments, mais ils sont déformés, écrasés, et leur lignine est en voie de désintégration. Pour le second B, la résorption de ces mêmes vaisseaux primitifs est moins avancée, mais nettement marquée. La figure 17 correspond à une coupe située 1 cm plus bas, donc à 5,5 cm du collet et 0,5 cm au-dessus de l'étranglement. Ici, les 2 phases alternes sont normales, tout au plus peut-on dire que les vaisseaux sont légèrement étirés dans le sens radial ; chaque convergent alimente une radicelle qui naît typiquement. Nous sommes

dès lors autorisés à penser que les traces nocives ne sont pas montées jusqu'à ce niveau, ou bien qu'elles y sont parvenues sans être suffisamment acides pour provoquer la *destruction directe* des éléments conducteurs. *A fortiori*, 1 cm plus haut, nous pouvons affirmer que les résorptions signalées ne sont pas dues à une action directe de l'acide mais à une *influence indirecte* amenant la nécrose

des éléments les plus âgés. Il est vraisemblable que la figure 17 aurait acquis l'aspect de la figure 16 quelques jours plus tard : plus près de la cause perturbatrice, les vaisseaux, plus jeunes, ont mieux résisté ; mais quelques vaisseaux supplémentaires appartenant à la phase superpo-

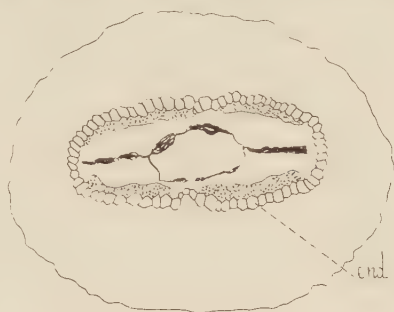


Fig. 18.

sée sont très hâtivement et très anormalement apparus sur les flancs du xylème alterne. Nous aurons à revenir sur ces phénomènes d'accélération évolutive. Enfin, pour confirmer l'interprétation formulée ci-dessus, je donne (fig. 18) une coupe faite dans le même échantillon, immédiatement au-dessus de l'étranglement, donc à 6 cm du collet. Ici, les phases alternes, plus récentes, sont moins riches en éléments, et tous sont *directement détruits sur place* par le passage de l'acide : méconnaissables, ils demeurent grâce aux débris de leurs membranes lignifiées. Remarquons enfin pour ces 3 coupes le développement anormal du phloème : tubes criblés écrasés, non fonctionnels et peu nombreux au voisinage du plan intercotylédonnaire, où on devrait normalement les trouver abondamment différenciés ; ils apparaissent aux 2 extrémités du grand axe de la stèle, de part et d'autre des éléments alternes détruits, corrélativement aux vaisseaux superposés anormaux que nous voyons sur la figure 17. La lacune médiane est également une conséquence directe du traumatisme ; elle résulte de la *destruction directe* des vaisseaux prédifférenciés mais non lignifiés qui déjà fonctionnels ont été brûlés par l'acide, vaisseaux alternes

profonds qui auraient constitué le centre de la bande diamétrale vasculaire toujours réalisée à ce niveau dans une évolution normale.

Ainsi donc, ces exemples empruntés à des échantillons appartenant à des espèces différentes et soumis à des traumatismes de natures diverses : piqûres, ligatures, cultures sur acide, ont prouvé que les lésions sont susceptibles d'exercer une *influence à distance provoquant la résorption des éléments vasculaires appartenant aux phases primitives de l'appareil conducteur de la racine*, résorption qui ne s'y produit jamais normalement. Nous avons pu voir que l'intensité des résorptions varie d'un convergent à l'autre, conditionnée par la proximité et l'orientation des lésions ; la symétrie initiale est conservée quand la cause de perturbation se transmet circulairement ou axialement (fig. 14 et 16).

II. *Influence accélératrice sur les différenciations.* — Le second aspect qu'affecte l'*action indirecte* des traumatismes consiste en une *apparition hâtive des éléments conducteurs*. Qu'il y ait ou non disparition fonctionnelle des éléments les plus primitifs par *destruction directe* ou *résorption provoquée*, la plante possède déjà, à un niveau donné, des vaisseaux et des tubes criblés qui ne seraient venus que plus tardivement dans une évolution normale. En comparant les coupes d'une racine lésée, au niveau même et de part et d'autre des lésions, avec les coupes homologues d'une racine saine, le phénomène est frappant. Je ne reviendrai que très brièvement sur ce sujet ; il a été signalé dès 1921 par A. DAUPHINÉ [34] et rappelé souvent depuis par cet auteur ou par moi-même. DAUPHINÉ conclut [35] : « La cause déterminante de l'accélération est évidemment accidentelle, mais le processus suivi par la différenciation vasculaire est identique à celui qui a été révélé par l'Ontogénie. » J'ai montré [53] que cela reste vrai hors des régions directement intéressées par le traumatisme. C'est en considérant ce résultat comme acquis qu'il m'a été permis de signaler, sans y insister, l'*apparition hâtive* de certains éléments vasculaires dans les figures précédentes destinées à illustrer autre chose (fig. 9, 10, 11, 13, 17 notam-

ment). En effet, il est presque impossible, dans une région soumise à l'influence directe ou indirecte des lésions, de trouver une coupe échappant à leur *action accélératrice des différenciations*. Au cours de cet exposé, je serai donc amenée fréquemment à en montrer les conséquences. Cependant, je tiens à redire à quel point il y a parallélisme absolu entre cette accélération pathologique et l'accélération basifuge normale quant à leurs résultats : *suppression* de tout ou partie de phase ; *différenciation* hâtive d'éléments appartenant aux dernières phases de l'évolution vasculaire normale.

On sait en effet, depuis les travaux de G. CHAUVEAUD [25], que, dans les racines à structure très accélérée, le Lupin par exemple, la différenciation des éléments de la phase alterne s'arrêtant de plus en plus loin du centre du cylindre central quand on s'élève vers l'hypocotyle, on trouve des éléments restés cellulodiques (2 ou 3) parmi les vaisseaux alternes, et plus généralement encore, à l'emplacement des vaisseaux intermédiaires. Tout se passe comme si, obéissant à l'accélération basifuge, la plante tendait à atteindre le plus vite possible la structure superposée et, pour cela, sautait quelques éléments dans la suite normale de la lignification. C'est ainsi qu'à une phase alterne très courte succède directement la phase superposée ; les éléments correspondant à la phase intermédiaire restent indifférenciés. J'ai observé très fréquemment un semblable comportement dans les racines blessées, tant au niveau des lésions que dans la zone soumise à l'influence à distance ; pour affirmer que *l'accélération pathologique seule est en cause*, je me suis adressée soit à des racines peu accélérées, soit à des niveaux très éloignés du collet dans les racines à évolution rapide, niveaux où, normalement, l'accélération basifuge ne joue pas.

Je montrerai un cas particulièrement intéressant de non-différenciation dans les faisceaux de xylème alterne par suite d'accélération pathologique dans une racine de *Vicia Faba*, récoltée à 6 jours, 3 jours après piqure transversale du point végétatif. A 1 cm plus haut que la lésion, la racine possède 7 convergents, tous représentés par les vaisseaux alternes

et eux seulement; la figure 19, située juste au-dessus du maximum de lésion, qui ne devrait avoir que quelques éléments alternes différenciés pour chaque convergent (la racine est très jeune), apparaît très modifiée et beaucoup plus riche

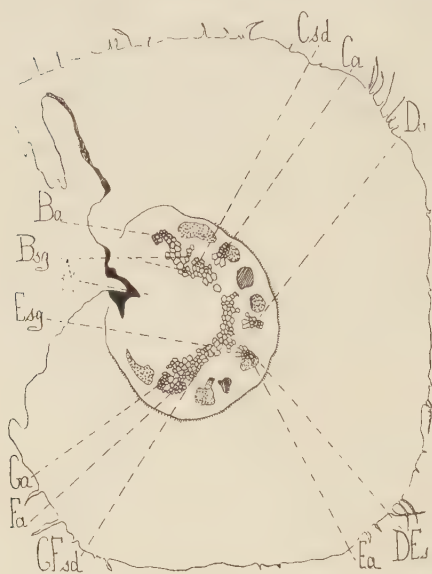


Fig. 19.

en vaisseaux que ne le sont les niveaux supérieurs. L'un des convergents, A, a été directement détruit, et des tissus de remplacement ont été élaborés. Le suivant B, proche des blessures, possède une phase alterne complète Ba, une phase intermédiaire et une phase superposée d'un côté seulement, à gauche, Bsg. Le convergent C, dont les premiers éléments alternes Ca sont intacts, montre une solution de continuité entre eux et les vaisseaux alternes profonds qui, suivis des

vaisseaux intermédiaires et superposés de droite Csd, sont réunis aux éléments Bsg, formant avec eux un pont de xylème superposé au phloème situé entre Ba et Ca. Chacun des convergents D et E a réagi parallèlement au convergent C : premiers éléments alternes Da, Ea, arrêt dans la différenciation, éléments alternes profonds suivis des vaisseaux des phases ultérieures de l'évolution. Il est ici assez difficile de définir auquel des 2 faisceaux vasculaires appartiennent les éléments que je désigne par DEs. On remarquera, en effet, que le faisceau criblé manque entre les phases alternes D et E : on se trouve en présence d'un cas de *réduction du nombre des convergents*, phénomène étudié par A. TRONCHET [115 et 116]; le fait est plus apparent encore pour les convergents F et G, dont les phases alternes Fa et Ga, parallèles, semblent n'en former qu'une; elles sont complètes cette fois et se prolongent sur la droite par des éléments superposés

GFsd qui rejoignent les vaisseaux superposés DEs, réalisant ainsi un arc vasculaire important.

En définitive, nous aurions un anneau de xylème superposé continu précocement constitué si les vaisseaux superposés de gauche du convergent C s'étaient différenciés ; à ce niveau, rien ne justifie leur absence. La figure 19 est donc très intéressante :

par les destructions directes (convergent A, aile droite de B, aile gauche de G) ;

par la non-différenciation d'une partie de ses phases alternes (convergens C, D, E) ;

par l'apparition prématurée d'un anneau de xylème superposé, à un niveau où il se serait différencié nettement plus tard dans une évolution normale.

Beaucoup plus fréquemment, les éléments dont la différenciation est supprimée par le fait de l'accélération pathologique appartiennent à la phase alterne profonde ou à la phase intermédiaire. Je n'en donnerai qu'un exemple emprunté à une racine de *Lupinus albus* dont le point végétatif a été mis quelques secondes au contact d'HCl concentré, alors que la plante avait 3 jours. Le récolte a eu lieu 7 jours

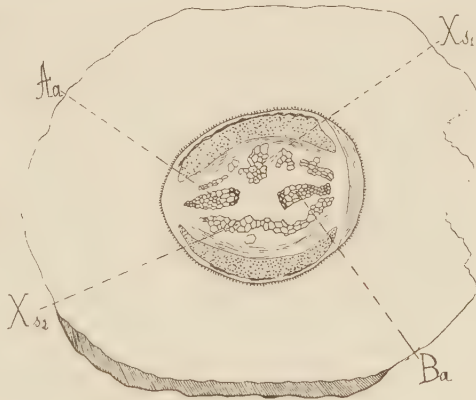


Fig. 20.

après ; la racine mesure 14 cm (germinations de juin) (fig. 8), dont les 2 cm terminaux sont brûlés et se désagrègent. La coupe correspondant à la figure 20 est située à 11 cm du collet, niveau où normalement la racine de Lupin présente la bande diamétrale complète de ses éléments alternes et, en conséquence, ne comporte pas de moelle. On constate la présence d'une notable partie des xylèmes alternes Aa et Ba dont les derniers formés (3 ou 4 pour chaque convergent) sont altérés dans leur forme et dans l'état chimique de leur lignine. Ce sont

vraisemblablement ceux que des traces d'acide ont atteints. Vers le centre, des cellules relativement grandes dessinent une ligne plus claire dans la coupe, joignant l'un à l'autre les 2 faisceaux vasculaires alternes : éléments restés parenchymateux constituant une « fausse moelle » et qui se seraient lignifiés dans une évolution normale. La différenciation centripète ne s'étant pas poursuivie jusqu'au centre, on s'attendrait à voir apparaître à la base de chaque faisceau alterne, à droite et à gauche, les éléments de la phase intermédiaire. La plante va beaucoup plus vite et différencie très précocement des vaisseaux superposés primaires Xs_1 et surtout un nombre appréciable de vaisseaux superposés secondaires Xs_2 formant déjà deux arcs vasculaires presque continus.

A un niveau où la même racine aurait présenté normalement, à 10 jours, une bande diamétrale de xylème alterne et elle seule, *l'influence à distance du traumatisme a déterminé une accélération évolutive* telle que la fin de la 1^{re} phase, toute la 2^e phase et la presque totalité de la phase superposée primaire sont sautées et que la plante acquiert hâtivement la structure secondaire. On remarque, en outre, la relation évidente entre l'intensité de l'accélération et la localisation des tissus lésés. En bas, le parenchyme cortical porte des traces de brûlures par l'acide, et les cellules profondes ont activement réagi en s'hyperplasiant. C'est également en bas, dans le cylindre central, que l'arc vasculaire superposé secondaire est plus continu et plus dense ; en haut, au contraire, les formations superposées comportent quelques éléments primaires Xs_1 à l'intérieur des vaisseaux secondaires plus rares, notamment à gauche du convergent A.

Les figures 19 et 20 mettent donc en évidence d'une façon indubitable le pouvoir accélérateur des lésions ; l'accélération pathologique, comme l'accélération basifuge normale, provoque simultanément :

la non-différenciation de tout ou partie de phases ;

l'apparition hâtive des éléments conducteurs, vaisseaux et tubes criblés, qui ne seraient différenciés que plus tard dans une évolution normale.

Malgré la généralité et l'importance de ce résultat, je me limiterai volontairement à ces 2 exemples, la suite du travail devant m'amener à en fournir de continuelles vérifications.

III. *Influence inhibitrice sur les différenciations.* — Un phénomène assez troublant apparaît avec une fréquence appréciable, surtout au-dessus des lésions, et pendant long-

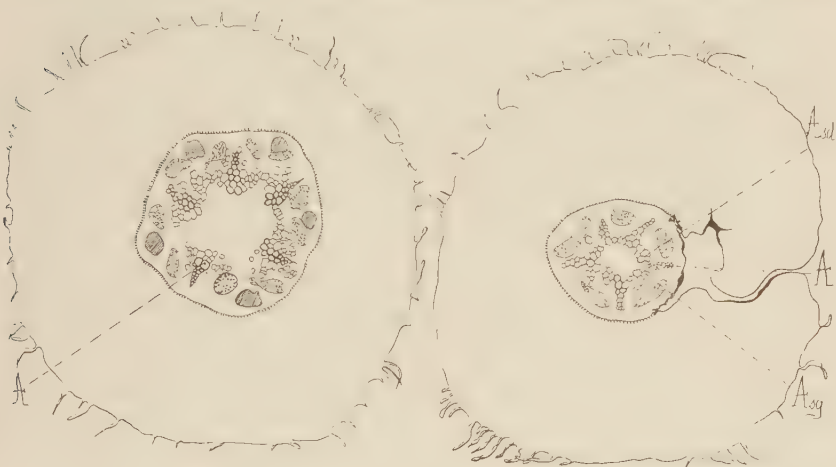


Fig. 21.

Fig. 22.

temps m'a dérouter. A des niveaux soumis à l'influence à distance des blessures et où, en vertu de l'accélération pathologique, on s'attendrait à trouver un appareil conducteur très évolué, on note au contraire une déficience en éléments vasculaires pour l'un des convergents. Par exemple, une racine de *Vicia Faba* piquée transversalement à 3 jours et récoltée à 15, ayant subi une faible élongation (6 cm seulement), mais s'étant considérablement épaissie, fournit la figure 21 à 1 cm au-dessous du collet. La Fève est une espèce à développement accéléré; même sans l'influence accélératrice de la lésion, on aurait normalement atteint le stade superposé à ce niveau. Or, sans qu'il soit possible sur la coupe de déceler la face de la racine qui correspond à l'entrée de l'aiguille, on constate qu'un seul convergent sur les 5, A, présente une évolution anormale : la différenciation vasculaire s'est arrêtée pour lui au début de la 3^e phase. La suite des coupes révèle que plus

bas ce même convergent est profondément modifié par une lésion restée corticale.

Un cas plus étrange est fourni par une racine de *Ricinus communis* récoltée à 12 jours, 7 jours après piqure transversale de son point végétatif ; l'organe présente un coude aigu au niveau où est entrée l'aiguille, et sa longueur est relativement faible (5,5 cm). A 1 cm du collet, on trouve 5 convergents comportant tous les éléments conducteurs d'origine primaire. A 1,5 cm du collet, 2 mm au-dessus du point de pénétration de l'aiguille, une fente corticale étroite prolonge la déchirure (fig. 22); en même temps, le convergent A situé de ce côté n'est absolument pas lignifié, mais ses éléments sont aussi distincts que ceux des autres convergents. Il ne peut être question de destruction ni directe, ni indirecte, puisque les vaisseaux sont caractérisés morphologiquement; *leur lignification seule a été empêchée* ; au moment de la récolte, 7 jours après traumatisme, elle se réalise d'ailleurs pour les derniers éléments superposés primaires du convergent, *Asd* et *Asg*. Il faut descendre de plus de 1 cm dans la racine pour constater que ce convergent A est celui qui fut *directement détruit* par le passage de l'aiguille. Ainsi donc, au-dessus du méristème, au moment de la piqure, les vaisseaux alternes et intermédiaires du convergent A étaient suffisamment prédifférenciés pour que leur caractère de vaisseaux soit acquis et conservé, mais l'influence à distance de la lésion a déterminé leur non-lignification ; dans le cas de la figure 21, le caractère de vaisseau n'a pas été conféré aux cellules qui normalement les auraient fournis, elles sont restées indifférenciées. Nous arrivons donc à deux conséquences nouvelles et inattendues des traumatismes, qui se traduisent par l'inverse d'une accélération : *une inhibition* qui peut porter sur *la différenciation des éléments ou sur leur lignification*. Il est intéressant de noter que ce phénomène se produit dans les échantillons dont la croissance en longueur a été faible, compensée, peut-on dire, par une croissance en épaisseur plus importante. Il y aurait donc une action inhibitrice considérable et assez générale sur la prolifération du méristème subterminal dans ces cas.

Des éclaircissements sur la cause de ces apparentes ano-

malies m'ont été donnés par l'étude des racines traumatisées par voie chimique et particulièrement par celles qui avaient absorbé lentement un acide très dilué ; les perturbations étant moins intenses et moins brutales, on pénètre plus facilement l'intimité des phénomènes. Une plantule de *Lupinus albus* a été cultivée 3 jours sur HCl dilué de concentration 0,5 p. 100 ; elle est récoltée 7 jours après sa germination ; sa racine mesure alors 10 cm dont les 5 terminaux sont grêles et semblent desséchés. Une coupe faite 1 cm au-dessus du point où le diamètre est normal, c'est-à-dire à 5 cm du collet, est représentée par la figure 23. La struc-



Fig. 23.

ture vasculaire s'y révèle très jeune et, à première vue, une solution de continuité apparaît dans la suite normale des différenciations. Une observation précise montre que les premiers éléments alternes sont déjà entrés en voie de résorption (résorptions provoquées, à distance) ; ceux qui suivent ont normalement évolué ; mais les éléments alternes profonds, morphologiquement différenciés, ne sont nullement lignifiés, leur membrane est restée cellulosique ; puis, au delà, dans l'ordre logique de l'évolution et d'un côté seulement comme cela est extrêmement fréquent chez le Lupin, 3 ou 4 éléments intermédiaires et superposés primaires sont apparus et absolument normaux. Ici l'explication est aisée : les vaisseaux non lignifiés, quoique différenciés, sont ceux qui ont servi à la montée de l'acide. Celui-ci étant très dilué, le traumatisme n'est pas assez brutal pour entraîner leur *destruction directe* mais exerce une *influence inhibitrice sur leur lignification*. Ceci, en passant, confirme l'opinion suivant laquelle un vaisseau est fonctionnel avant la lignification de ses membranes. Les vaisseaux alternes restés intacts étaient bien lignifiés avant l'arrivée de l'acide ; enfin, l'accé-

lération pathologique se manifestant, elle entraîne simultanément la résorption des éléments primitifs et l'apparition hâtive des éléments ultérieurs de l'évolution qui appartiennent ici aux phases intermédiaire et superposée primaire, c'est-à-dire à des phases relativement peu avancées dans l'ordre de l'évolution normale. A noter, la rareté des éléments criblés.

Je donnerai comme 2^e exemple une série de coupes empruntées à une plantule de *Lupinus albus* cultivée également sur HCl dilué de concentration 0,5 p. 100 pendant 5 jours, puis



Fig. 24.



Fig. 25.

soigneusement lavée et remise sur eau pendant 2 jours. Elle à 9 jours au moment de la récolte; l'accroissement de sa racine après traumatisme a été nul; elle mesure 9 cm dont les 3 derniers présentent l'amincissement caractéristique et la massue terminale. Pour faciliter la lecture du phénomène que je me propose d'étudier, exceptionnellement, je suivrai une direction ascendante dans la succession des coupes, direction même de propagation des traces toxiques. La figure 24 correspond à une coupe située à 6,1 cm du collet, au sommet de la région amincie. Les cellules corticales sont contractées, la section totale de l'organe est petite, celle du cylindre central normale; on décèle pour chaque convergent des vaisseaux alternes altérés, écrasés : *directement atteints par l'acide*, ils sont en voie de résorption. La figure 25, située à 2 mm au-dessus de la précédente, se trouve à 5,9 cm du collet, à la base de la région de diamètre normal. Les parenchymes sont moins contractés; la nocivité de la sève ascendante s'est atténuée; cependant, si la différenciation du xylème alterne est plus avancée qu'au niveau précédent, la lignification ne

s'est faite que pour les premiers vaisseaux, sensiblement équivalents en nombre à ceux du niveau précédent et qui étaient lignifiés avant l'arrivée de l'acide ; ils sont intacts, mais ceux qui les suivent sont à membrane épaisse, cellulosique et plissée : leur lignification n'a pas été possible.

La figure 26 correspond à une coupe extrêmement voisine de la précédente ; elle ne s'en distingue que par l'état des éléments vasculaires : les vaisseaux les plus primitifs (1 ou 2) entrent en voie de résorption (hâtivement provoquée) ; les suivants, comme ceux qui leur correspondent (fig. 25), sont normaux ; les plus internes, dont la lignifi-



Fig. 26.

cation est également arrêtée, sont morphologiquement intacts ; un peu plus loin des niveaux absorbants, la toxicité du liquide s'affaiblit en même temps que la différenciation des éléments conducteurs est plus sûre. A ces niveaux les phénomènes d'accélération évolutive manquent ; la précocité de la récolte en est la cause prédominante, car, dans tous les cas, après un temps d'arrêt dans les différenciations, celles-ci reprennent et portent sur les phases avancées de l'évolution normale.

Les coupes supérieures à la dernière étudiée ont beaucoup de points communs avec elle : résorption provoquée des éléments primitifs ; vaisseaux alternes intacts qui, bien lignifiés au moment où les traces acides sont arrivées, ont résisté ; vaisseaux alternes différenciés mais non lignifiés, dont la forme reste normale ; puis un arrêt dans la suite du xylème centripète et pour un seul des 2 convergents, 1 élément alterne profond normalement évolué. A ce niveau, la plante retrouvait donc ses possibilités de différenciations vasculaires au moment de la récolte ; ce résultat est plus évident au niveau de la figure 27, supérieur à celui de la figure 26 de 1 cm (4,8 cm du collet, détail du xylème). On retrouve ici

les résorptions provoquées à la pointe de chaque faisceau et une partie de xylème alterne intact; les éléments qui aux niveaux inférieurs avaient subi l'*influence inhibitrice du toxique* sont lignifiés, mais ils le sont mal; leur lignine altérée s'est empâtée de colorant et les membranes sont anormalement épaissies; ils étaient trop peu figés par une lignification très récente au moment de la montée de l'acide et vraisemblable-

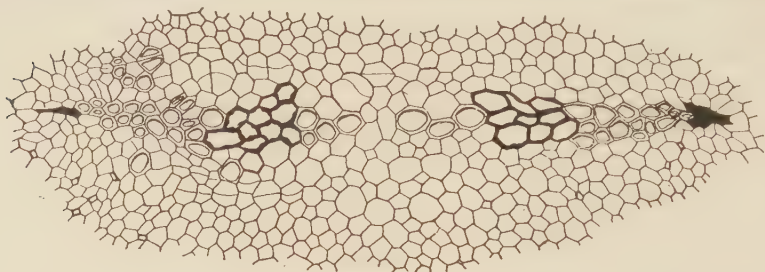


Fig. 27.

ment un toxique plus concentré les aurait *directement détruits*. De part et d'autre, contre eux, sont apparus des vaisseaux superposés très anormalement situés et quelques cloisonnements secondaires : *influence accélératrice du traumatisme* dans ce cas très limitée. En effet, la culture s'étant poursuivie sur l'eau, les derniers éléments de xylème alterne se différencient normalement au moment de la récolte.

Étant donnés les âges et conditions de culture comparables, ces deux échantillons m'ont intéressée pour une même catégorie de vaisseaux : les éléments profonds du xylème alterne. Toutefois, des variations individuelles sont possibles et, dans le même lot expérimental, une plantule ayant acquis un développement extérieur plus vigoureux présente une évolution vasculaire plus avancée. Je donnerai encore un exemple, emprunté à cet échantillon qui, récolté à 9 jours, a passé 5 jours sur acide dilué à 5 p. 100 et les 2 derniers sur eau. La racine mesure 7 cm et la coupe est faite à 5 cm du collet, niveau où normalement le Lupin possède déjà une vraie moelle (fig. 28). Ce qui en fait l'intérêt, outre que la structure y est plus avancée que dans les échantillons précédents, c'est que les 2 convergents n'ont pas évolué parallèlement — phénomène très fréquent. L'un d'eux, A, est en retard sur B : alors

que B avait atteint la fin de la phase alterne et différenciait ses éléments intermédiaires au moment du passage de l'eau acidulée à ce niveau, A acquérait seulement ses vaisseaux alternes profonds et peut être 1 ou 2 vaisseaux intermédiaires ; cela se traduit par la non-lignification des éléments Aa' et Aig et a pour conséquence l'arrêt de toute différenciation ultérieure des éléments du convergent A. Au contraire ; les élé-

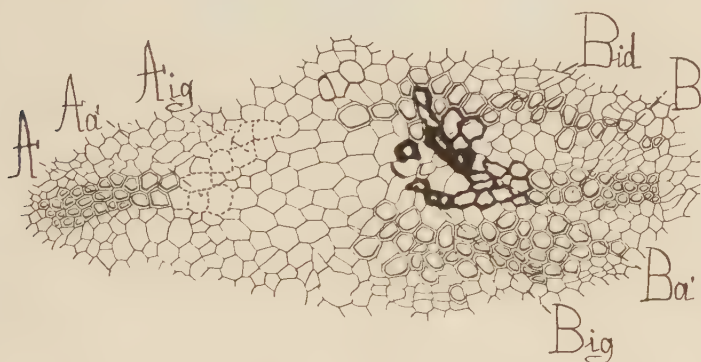


Fig. 28.

ments Ba', Bid, Big sont lignifiés mais le sont mal ; leur lignine s'est irrégulièrement déposée, puis altérée ; ils affectent l'aspect des éléments qui se résorbent. Après eux, des différenciations hâtives d'éléments superposés primaires se sont réalisées. Ainsi, pour le convergent A, le traumatisme amène une déficience dans la lignification puis dans la différenciation des éléments vasculaires ; simultanément, il provoque pour le convergent B des destructions directes peu intenses accompagnées de la différenciation précoce d'éléments qui ne seraient apparus que plus tard dans une évolution normale.

CONCLUSION : « VIEILLISSEMENT PRÉCOCE ». — Cette étude descriptive a illustré les principaux aspects conférés à la structure vasculaire d'une racine par des traumatismes. D'un mot, on peut traduire le résultat global des diverses actions mises en jeu en disant que l'organe subit, pour un niveau et un âge déterminés, un « vieillissement précoce » marqué par la *résorption provoquée des vaisseaux primitifs* et l'apparition

hâtive des vaisseaux des dernières phases de l'évolution normale — et ceci, tant aux niveaux directement lésés qu'à ceux où se manifeste l'influence à distance des lésions. Il est rare et même très rare que la racine présente une structure vasculaire complète, que l'accélération de développement se produise



Fig. 29.

« toutes phases gardées ». On note généralement des suppressions de phases ou partie de phases : destructions directes, destructions indirectes, résorptions provoquées, lignifications défectueuses, non-différenciations, compensées par les différenciations hâtives. Au total, la « structure racine » n'est pas intégralement conservée et même sans envisager les cas



Fig. 30.

complicés qui conduisent à des polytomies ou des polystélies, on obtient des aspects qui rappellent la « structure tige », l'accélération pathologique étant identique dans ses conséquences à l'accélération basifuge normale.

A ce sujet, m'adressant à des niveaux à structure complexe, que seule l'étude de

niveaux à structure simple tels que je les choisisais précédemment pour démontrer un point précis a permis d'interpréter, je donnerai en conclusion les figures suivantes qui présentent des modifications de plus en plus profondes de leur appareil conducteur. La 1^{re} est empruntée à une plantule de *Vicia Faba* âgée de 8 jours, offrant une lésion d'origine inconnue. La racine est très tortueuse dans les 3 premiers centimètres au-dessous du collet ; puis elle est élargie et plate avec quelques sillons ; la base de cette partie élargie correspond au niveau où la lésion s'est produite ; au-dessous, un

organe grêle, dont le diamètre a considérablement diminué, reprend un aspect cylindrique mais très sinueux. La racine mesure 10 cm au moment de la récolte (fig. 29). La coupe correspondant à la figure 30 se situe à 5,5 cm du collet, vers la base de la région aplatie, peu au-dessus du maximum de lésion. Une large entaille s'est produite dans l'écorce, a pénétré dans le cylindre central, *détruisant directement* tous les tissus appartenant à l'un des convergents : A. Il en résulte une notable déformation de la stèle, qui, normalement circulaire, devient elliptique. Une observation superficielle conduirait à interpréter l'anneau vasculaire interrompu comme un anneau de xylème uniquement superposé, analogue à celui d'une tige. Mais, d'une part, le phloème est réparti en faisceaux distincts ; d'autre part, en alternance avec ces faisceaux criblés, des éléments vasculaires débordent vers l'extérieur de l'anneau et, avec ceux qui les suivent radialement vers l'intérieur, ont une forme et une dimension qui les distinguent des autres ; ce sont les *vaisseaux alternes* profonds des convergents, dont les premiers éléments sont prématurément résorbés (résorption provoquée) ; l'amplitude des résorptions semble ici particulièrement proportionnelle à la proximité de la blessure : maximum pour le convergent B, elle est sensiblement équivalente pour C et E, minimum pour D, le plus éloigné des tissus détruits. Quoi qu'il en soit, à 5,5 cm du collet, la racine a acquis une structure telle que les convergents sont surtout constitués par des éléments de la phase superposée.

La 2^e figure est encore empruntée à une racine de *Vicia Faba* récoltée 12 jours après piqure transversale de son point végétatif. L'échantillon a 15 jours au moment de la récolte et sa racine, qui a atteint une longueur de 20 cm porte un sillon profond depuis le collet jusqu'à 3 cm au-dessous, où on décèle la trace de la piqure. Puis l'organe fait un coude prononcé et perd de son épaisseur ; il reste grêle et contourné jusqu'à la pointe. La figure 31 correspond à une coupe située à 4,5 cm du collet ; la section de la racine y est incomplète par suite de la *destruction directe d'une partie du méristème* par la piqure ; la portion restée intacte prolifère, donne sen-

siblement la moitié de l'écorce et du cylindre central, dont la structure est très anormale. On retrouve un arc continu de xylème dans lequel s'identifient difficilement 3 phases alternes Aa, Ba, Ca extrêmement réduites et noyées dans une masse d'éléments superposés primaires et secondaires. Le stade évolutif atteint est tel que des vaisseaux centrifuges secondaires sont déjà formés extérieurement aux pointements



Fig. 31.

alternes, qui d'ailleurs sont tronqués : résorption des plus primitifs des vaisseaux. La zone génératrice libéro-ligneuse *Zgll* fonctionne activement et prématurément ; des fibres intralibériennes *f* sont abondamment différenciées à l'emplacement des tubes criblés primaires. Dans une racine jeune et relativement loin du collet, on obtient une structure semblable à celle qu'une racine plus âgée présente près du collet par le jeu de l'accélération basifuge normale.

Enfin, un dernier exemple d'une puissance démonstrative tout à fait exceptionnelle, je dirai même inespérée, sera la preuve la plus indiscutable de l'exactitude de mes conclusions. La figure 32 correspond à une coupe située à 7 cm du collet dans une racine de *Vicia Faba* dont la morphologie externe est très anormale, mais qui ne présente aucune trace de lésion (fig. 33). La plantule a 10 jours au moment de la récolte, et sa racine mesure 7,5 cm. Toute la structure radiculaire est modifiée ; il est à peu près certain que la perturbation est d'origine microbienne : l'échantillon est devenu complètement noir dès sa fixation dans l'alcool. On voit à quel degré, à 0,7 cm d'un point végétatif absolument intact, la « structure tige » est acquise, j'ajouterai : « localement acquise », car la « structure racine » la plus typique se trouve réalisée dans la partie supérieure de l'organe et s'élabore au moment de la récolte

au-dessous du niveau figuré. Quoi qu'il en soit, accompagnant une large cicatrice médullaire médiane, la racine possède exclusivement *3 faisceaux cribro-vasculaires superposés et secondaires*. Rien ne peut aider à retrouver la trace des premières phases des convergents, qui sont au nombre de 5. Quelques éléments lignifiés parmi les premiers formés présentent une

ornementation réticulo-rayée et s'allongent radialement vers la cicatrice, se révélant ainsi comme des « éléments de raccord », témoins d'une évolu-



Fig. 32.



Fig. 33.

tion extrêmement précipitée. Relativement au stade évolutif auquel ils correspondent, vaisseaux et tubes criblés sont peu nombreux. Tout le parenchyme cortical est en période d'actifs recloisonnements et présente l'aspect d'un méristème : les cellules vivantes ont conservé leur noyau malgré l'action prolongée de l'hypochlorite, comme le font les cellules très jeunes. L'assise pilifère n'est pas encore différenciée, et l'endoderme ne présente qu'exceptionnellement les épaisissements caractéristiques, d'ailleurs cellulotiques. Ce niveau est donc profondément perturbé, et l'état juvénile des tissus contraste violemment avec l'état « précocement vieilli » de l'appareil conducteur. *A la pointe de la racine s'est différencié un système cribro-vasculaire qui appartient en propre à la tige dans une évolution normale.*

RETOUR PROGRESSIF A LA STRUCTURE NORMALE.

Quelle que soit l'intensité du traumatisme, l'étendue de la zone soumise à l'influence à distance des lésions est toujours limitée. Logiquement, il était à prévoir qu'il suffirait que la blessure se soit produite assez loin du collet pour que, au-dessus du niveau lésé, on puisse retrouver une structure absolument normale dans la racine ; qu'il suffirait que le méristème, en totalité ou partiellement, ait survécu à la lésion pour que, au moment de la récolte si celle-ci est suffisamment tardive, la régénération des tissus soit totale et les différenciations normales, à la pointe de la racine.

Mais sous quelle forme constate-t-on l'atténuation progressive de l'influence à distance ? Comment se fait le passage des niveaux soumis à l'accélération pathologique maxima aux niveaux normaux, tant au-dessus qu'au-dessous des lésions ? Tel est le problème que je me propose de résoudre.

I. *Au-dessus des niveaux lésés.* — Peu d'échantillons ont été favorables à une étude complète de la question. En effet, s'il était nécessaire d'expérimenter des plantules très jeunes pour obtenir des réactions intenses et pleines d'intérêt, les racines n'atteignaient que 3 à 6 cm au moment du traumatisme et par conséquent les niveaux profondément perturbés étaient à une faible distance du collet au moment de la récolte. Or, dans des espèces accélérées comme *Vicia Faba*, *Ricinus communis*, surtout *Lupinus albus*, les effets de l'accélération basifuge normale sur l'évolution de l'appareil conducteur se manifestent dans la racine à plusieurs centimètres du collet de façon très intense. Il est alors difficile de faire le départ, au-dessus des lésions, entre les modifications anatomiques imputables à une *accélération pathologique basipète* et les modifications anatomiques imputables à une *accélération normale basifuge* : identiquement comparables dans leurs conséquences, l'une se substitue à l'autre au fur et à mesure qu'on s'élève dans la racine. Néanmoins, les caractères essentiels du retour à une structure moins accélérée ont pu être

notés avec une grande précision ; j'en donnerai 2 exemples aussi complets que possible, les coupes se succédant du niveau lésé vers le collet afin de les trouver de moins en moins perturbées.

1^{er} exemple. — Racine de *Vicia Faba*, déjà représentée par la figure 29. Nous avons vu (fig. 30) qu'à 5,5 cm du collet, immédiatement au-dessus du niveau le plus perturbé, le xylème de la racine présente l'aspect d'un arc continu d'éléments superposés, où on reconnaît les vaisseaux alternes profonds de 4 convergents, le 5^e ayant été *directement détruit* par la lésion.

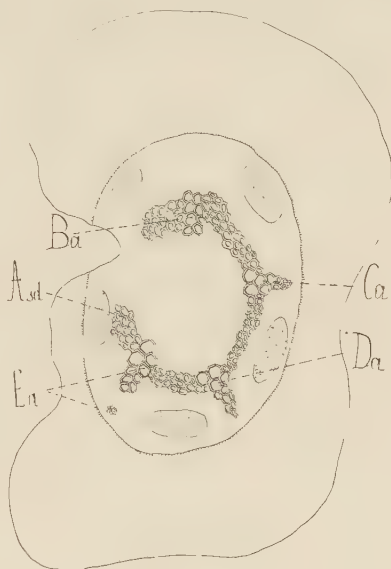


Fig. 34.

La figure 34 se situe à 5,3 cm du collet, 0,2 au-dessus du niveau étudié antérieurement, et marque une atténuation sensible de l'influence à distance. Si la majeure partie du convergent A n'est pas représentée, ses éléments superposés de droite *Asd*, les plus tardifs pour le stade évolutif atteint, sont différenciés à leur place habituelle, près des vaisseaux superposés de gauche du convergent E qu'ils rejoignent. Le convergent B est, après A, le plus modifié : ses éléments alternes profonds *Ba* sont noyés dans une foule d'éléments intermédiaires et superposés hâtivement différenciés. On trouve sensiblement au même état évolutif les convergents C et D pour lesquels les vaisseaux alternes les plus primitifs manquent (*résorption provoquée*), quoique la presque totalité de leur 1^{re} phase soit décelable. Enfin, pour E, la phase alterne est incomplète aussi, mais d'une manière différente : l'accélération pathologique a été telle que des éléments sont restés parenchymateux. Notons que, d'une façon générale, les vaisseaux superposés situés à la rencontre

Dsd justifié plus haut, on constate pour les convergents C, D, E, plus éloignés de la face blessée, un aspect plus normal et plus jeune. Leur évolution est accélérée mais non troublée.

La figure 36 correspond à une coupe située à 4,5 cm du collet, 0,5 au-dessus de la précédente ; la structure de la section est encore plus normale. L'influence à distance du traumatisme principal ne porte que sur les éléments du convergent A. Il présente: 4 vaisseaux alternes primitifs, des éléments restés parenchymateux, quelques vaisseaux alternes profonds, 2 ou 3 vaisseaux superposés à droite Asd, 6 ou 8 vaisseaux superposés à gauche Asg. Ceci est en relation évidente avec l'obliquité de la lésion, vers la gauche du

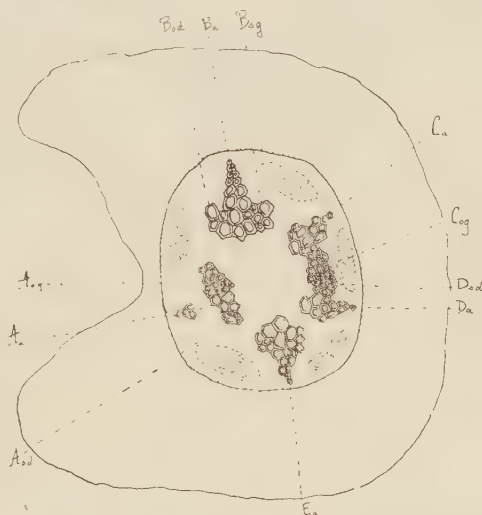


Fig. 36.

xylème alterne A. Ainsi donc à ce niveau, l'influence du traumatisme se traduit essentiellement par une *accélération de développement* : phase partiellement sautée ; éléments trop tôt apparus et d'autant plus abondants qu'ils sont plus proches des tissus mortifiés. Les 4 autres convergents seraient également représentés par leur phase alterne suivie des éléments de leurs phases intermédiaires et début superposées, si une lésion secondaire n'avait déterminé le développement hâtif de l'arc de xylème Csg-Dsd, superposé au phloème correspondant.

La figure 37 représente une coupe située à 4,3 cm du collet, 0,2 au-dessus de la précédente. Le retour à une structure plus normale et plus « jeune » est manifeste. Si la 2^e lésion provoque encore l'apparition hâtive des éléments superposés Csg et Dsd, ils sont moins nombreux qu'aux niveaux infé-

rieurs ; sachant à quoi les attribuer, on peut les négliger et considérer que les convergents C et D sont normaux. Les groupes B et E aussi sont normaux mais, plus proches que C et D de la lésion principale, ils lui doivent d'être plus

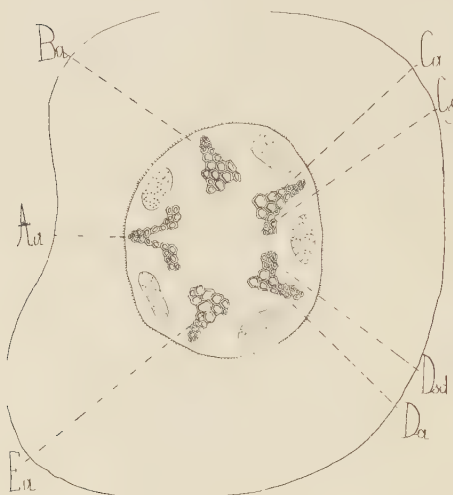


Fig. 37.

évolués — vaisseaux intermédiaires sur les 2 côtés des phases alternes. Quant au convergent A, il est complet mais anormal. Se comportant exactement comme l'accélération basifuge dans les niveaux élevés de la racine, l'accélération pathologique fait apparaître la phase intermédiaire d'une façon précoce, d'où il résulte que la phase alterne est extrêmement courte et que les phases intermédiaire et

superposée se constituent aux dépens de cellules très périphériques dans la stèle.

Les coupes supérieures ne présentent plus d'intérêt : trop proches du collet, elles sont très influencées par l'accélération basifuge normale ; le niveau de la figure 37 est celui où, au-dessus de la lésion, la racine présente la structure la plus « jeune ».

Tous les échantillons se sont comportés de façon analogue et permettent de conclure sur ce seul exemple. Le retour à une structure normale se réalise au-dessus des lésions :

1° Par la **diminution progressive des éléments trop tôt apparus**, les plus avancés dans l'ordre normal de l'évolution disparaissant les premiers.

2° Par la **réapparition progressive des éléments supprimés** : les *résorptions provoquées* portent sur un nombre d'éléments de plus en plus réduit ; les *éléments directement détruits* au niveau le plus perturbé se différencient dès que l'influence inhibitrice s'atténue ; l'influence accélératrice

étant prépondérante, ce sont les vaisseaux appartenant aux phases les plus évoluées (superposée le plus souvent) qui réapparaissent les premiers. C'est en s'élevant de plus en plus dans la racine que l'on trouve les éléments alternes profonds d'abord, ceux de la pointe ensuite.

2^e exemple. — Semblable étude faite sur le Lupin est moins instructive et cela pour 2 raisons : le Lupin retrouve très vite sa structure normale, ou suit moins aisément les diverses étapes ; secondement l'accélération basifuge s'y manifeste intensément à des niveaux très éloignés du collet (7 cm en général) et vient masquer l'accélération pathologique.

Partant d'une structure très anormalement accélérée et



Fig. 38.

Fig. 39.

figurée antérieurement (fig. 11), je décrirai rapidement une série de coupes se succédant depuis le niveau lésé jusqu'à 1,5 cm du collet afin d'illustrer les conclusions précédentes et de montrer leur généralité. Je rappelle que la plantule est âgée de 11 jours, que la racine mesure près de 13 cm, que chacun des 2 convergents est représenté sur la figure 11 par quelques éléments alternes suivis d'éléments superposés en îlots, très périphériques, donc très anormaux. La figure 38

lui est immédiatement supérieure et déjà les éléments alternes Aa sont plus nombreux ; les résorptions provoquées par l'influence à distance ont intéressé les éléments les plus externes seulement. Les éléments superposés Asd, Asg d'une part, Bsg, Bsd de l'autre, sont plus nombreux également, l'influence inhibitrice s'étant atténuée ; mais surtout, ils sont différenciés aux dépens de cellules plus internes à la stèle,



Fig. 40.

ils correspondent à des éléments qui seraient apparus plus vite dans une évolution normale que ceux de la figure 11 ; ils répondent donc à une accélération moindre.

La figure 39 accuse nettement cette atténuation : pour A comme pour B, les éléments alternes sont différenciés plus profondément dans la stèle, et si 3 tronçons intermédiaires sur 4 sont encore supprimés par l'accélération patholo-

gique, l'un d'entre eux Aig est constitué de 5 éléments étirés, grêles, mais effectifs. Les éléments superposés sont encore nombreux ; le fait nouveau réside dans la *destruction* de vaisseaux appartenant à la partie moyenne de chaque phase alterne ; — les premiers sont intacts ainsi que les plus profonds. Sans aucun doute, il y a eu momentanément transport de substances toxiques qui ont altéré les éléments insuffisamment différenciés qu'elles traversaient (analogie avec l'absorption d'acide).

Avec la figure 40 nous atteignons un niveau où la structure se régularise. Chaque convergent comporte une lacune au milieu de sa phase alterne, au-dessus des éléments qui, sur la figure 39, étaient disloqués. En conséquence, une accélération se manifeste encore, quoique faible, amenant la diffé-

renciation hâtive des phases intermédiaires et le début des phases superposées. Enfin, au-dessus, à 1,5 cm du collet, la structure est absolument normale (fig. 41), et c'est à l'accélération basifuge que l'on doit d'avoir des phases alternes très courtes suivies des éléments des phases ultérieures, en petit nombre d'aileurs.

On voit combien les voies du retour à la structure normale sont identiques dans le Lupin et dans la Fève, mais combien elles sont plus difficiles à suivre ici. J'ai fourni un des échantillons les plus favorables de *Lupinus albus* pour montrer que,

si les observations sont moins démonstratives, les processus sont comparables.

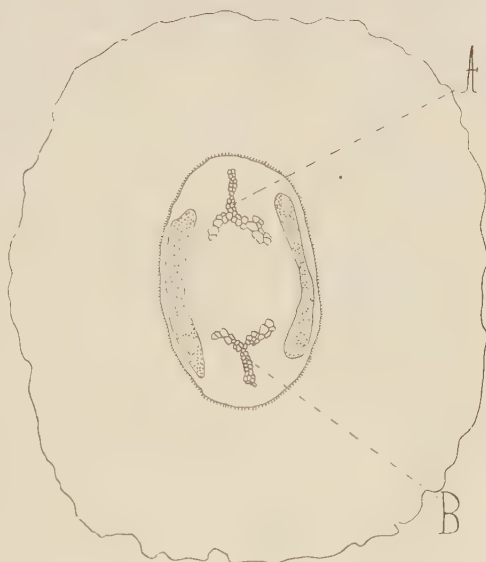


Fig. 41.

II. *Au-dessous des niveaux lésés.* — Seules les plantules ayant continué leur croissance après le traumatisme, soit à partir d'un méristème lésé localement, soit à partir d'un fragment de méristème, m'ont donné l'occasion de suivre le retour à l'état normal : dans la partie « traumatismes mécaniques » de ce travail, elles ont été nombreuses à le réaliser. Indépendamment de l'espèce, toutes les racines se sont reconstituées avec une telle régularité que je serais tentée de parler de « lois » en énonçant les résultats.

Je reprends, pour l'étudier au-dessous de la lésion, l'échantillon figuré antérieurement (fig. 29) qui a fourni le retour à la structure normale au-dessus de la lésion. Nous repartons donc encore de la figure 30, présentant un arc continu de xylème superposé hâtivement constitué, où sont inclus les

éléments internes de 4 phases alternes, le 5^e convergent ayant été *directement détruit*. Les coupes se succéderont cette fois du niveau lésé à la pointe de l'organe, nous donnant la réaction du méristème après le traumatisme dans le sens même où elle s'est manifestée dans l'espace et dans le temps.

La figure 42, située immédiatement au-dessous du niveau de la lésion, est déjà plus normale. En premier lieu, on constate la *régénérescence de l'endoderme* ; il contourne la pointe aiguë que forme la déchirure dans la moelle, se reconstituant aux dépens de cellules qui auraient donné du parenchyme médullaire ou même des vaisseaux dans une évolution normale. Je suis sur ce point en accord le plus entier avec LOPRIORE [86]. Secondement, les convergents sont mieux individualisés et plus complets. A l'extrémité inférieure, on identifie le convergent E ; il possède un xylème alterne complet Ea, des vaisseaux superposés à sa droite Esd, un nombre plus considérable à sa gauche Esg, vers la lésion. Les convergents C et D sont encore unis par leurs vaisseaux superposés réalisant un arc vasculaire continu. Toutefois, l'accélération est plus marquée pour C que pour D. En effet, si les vaisseaux alternes profonds sont également représentés pour les 2 convergents, les éléments superposés à gauche de D (Dsg) sont moins abondants que sur la droite de C (Csd), où, en face de la pointe provoquée par la lésion, ces éléments superposés forment un îlot séparé de l'arc continu. Enfin, à l'extrémité supérieure de la stèle, on reconnaît le convergent B réduit à ses vaisseaux alternes profonds Ba, noyés dans des éléments intermédiaires et superposés à droite comme à gauche ; et très près de l'endoderme reconstitué, un îlot de xylème superposé correspond vraisemblablement à l'aile gauche du convergent A qui réapparaît ici par ses vaisseaux les plus évolués. En résumé, l'accélération évolutive est moins marquée : elle intéresse inégalement les convergents, en fonction de leur éloignement des tissus nécrosés ; la résorption provoquée des éléments les plus primitifs reste sensiblement ce qu'elle était pour B, C et D, elle est plus limitée pour E ; enfin, *l'influence inhibitrice corrélatrice des*

destructions directes s'atténue, puisqu'une partie des éléments superposés de A est différenciée.

Plus bas, à 6,3 cm du collet (fig. 43), on est en présence de 2 stèles de valeur inégale. L'une est étirée, possède des éléments disposés obliquement par rapport à l'axe de l'organe (fait très fréquent dans les racines en voie de reconstitution); tous les vaisseaux appartiennent à la phase superposée et



Fig. 42.



Fig. 43.

sont les ailes droite *Bsd* et gauche *Bsg* du convergent B, dont les éléments alternes et intermédiaires manquent; sur le bord de la stèle, des vaisseaux superposés *Asg*, dont le nombre diminue d'une coupe à l'autre, correspondent aux vaisseaux superposés de gauche du convergent A qui apparaît ainsi très réduit. Notons qu'un endoderme est différencié tout autour de la stèle aux dépens de cellules d'origine médullaire autant que corticale. Sans aucun doute, la lésion a profondément mortifié les cellules du méristème qui ont engendré cette partie (supérieure dans la figure), et on assiste à une excitation pathologique extrême précédant la dégénérescence. L'autre stèle est beaucoup plus intéressante, car elle marque un retour net vers une structure normale, et l'on sent que la partie radiculaire grêle révélée par la morphologie externe

provient du développement d'un fragment du méristème, celui qui a donné naissance à la moitié inférieure de la figure.

Les convergents C, D, E ont un xylème alterne normal et quelques vaisseaux superposés de part et d'autre ; mais, à droite de C, 4 vaisseaux isolés représentent les éléments alternes profonds d'un nouveau convergent que je désigne



Fig. 44.

par B' à cause de sa situation. Rien ne révèle vasculairement l'existence d'un convergent A' à ce niveau. En effet, l'emplacement du phloème à la partie supérieure et gauche de la stèle oblige à considérer comme éléments superposés du convergent E les vaisseaux dénommés Esg, qu'une accélération évolutive sépare des vaisseaux alternes Ea. Notons l'apparition de poils absorbants sur les

lèvres corticales de la lésion : des cellules profondes devenues accidentellement externes ont constitué une assise pilifère de remplacement.

La figure 44 se trouve à 6,7 cm du collet ; le cylindre central réniforme est peu modifié : l'influence accélératrice s'atténuant, les éléments superposés Esg y sont accolés aux vaisseaux alternes Ea, donc moins avancés dans l'évolution que ceux qui leur correspondent sur la figure 43. Les modifications importantes ont intéressé l'autre stèle, qui est considérablement réduite ; elle comporte un îlot vasculaire dense et peu caractérisé, entouré d'un tissu très serré ; — c'est vraisemblablement un témoin du convergent B dont les coupes successives suivantes fournissent la disparition totale.

A 7 cm du collet, la section de la racine a diminué de moitié ; la figure 45 présente un cylindre central presque circu-

laire, suite de la stèle réniforme du niveau précédent. Les convergents C, D, E atteignent le début de la phase intermédiaire, alors que ceux d'une racine normale au même niveau et au même âge ne possèdent qu'une file de vaisseaux alternes centripètes. Le convergent B' mérite notre attention : il ne possédait que 4 vaisseaux alternes profonds sur la figure 44 ; dans la suite des coupes, on voit apparaître des vaisseaux de plus en plus externes ; au niveau de la figure 45,

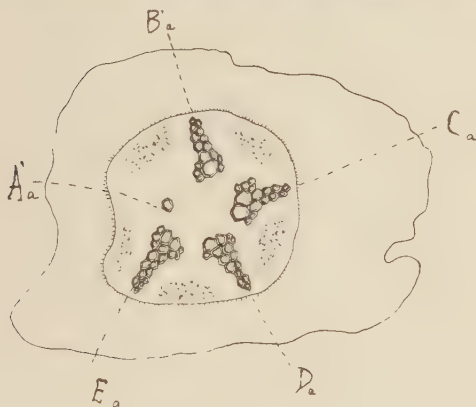


Fig. 45.



Fig. 46.

son xylème comporte tous les éléments de la phase alterne. En outre, un vaisseau est différencié, profondément, entre les bases des convergents B' et E : c'est un des derniers éléments du xylème alterne d'un 5^e convergent A' supplantant celui que la lésion a détruit.

En effet, à 7,5 cm du collet (fig. 46), si les convergents B', C, D et E sont normaux, A' est représenté par des éléments alternes profonds accompagnés de quelques vaisseaux superposés prématurément différenciés ; et la répartition du phloème atteste qu'on se trouve effectivement en présence d'un convergent incomplet, l'*influence inhibitrice* s'exerçant encore sur ses premiers éléments alternes.

Enfin, à 8 cm du collet alors que la racine mesure 10 cm, ce convergent est aussi normalement reconstitué que les 4 autres. Les irrégularités du contour cortical mises à part, la figure 47 ne peut laisser supposer que 2,5 cm au-dessus (fig. 30) une telle perturbation se soit produite dans l'évolu-

tion de l'appareil conducteur. Cependant il faut remarquer qu'à 2 cm de la pointe une racine normale de *Vicia Faba* ne possède que les premiers éléments de son xylème alterne ; le « vieillissement précoce » est manifeste, mais l'accélération

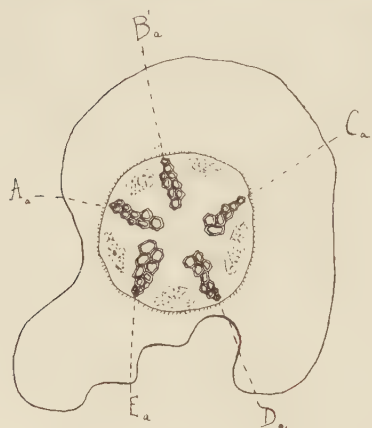


Fig. 47.

pathologique donne à l'organe la topographie qu'il aurait acquise normalement plus tard.

Ainsi, à partir d'une portion de méristème correspondant à 3 convergents, on a suivi la reconstitution d'un organe à symétrie axiale possédant, comme la racine primitive, 5 convergents ; le point végétatif incomplet a fourni les convergents A' et B' en suppléance des homologues A et B détruits par le traumatisme.

Dans tous les cas étudiés, les mêmes faits sont notés ; ils sont la conséquence de l'*atténuation progressive des influences à distance accélératrice et inhibitrice* sur les différenciations. Cela entraîne :

la disparition des éléments trop tôt apparus en commençant par les plus évolués et les plus éloignés des tissus nécrosés ;

la réapparition des éléments les plus primitifs dont la résorption était provoquée aux niveaux les plus perturbés ;

la régénération des convergents qui suppose la régénération préalable de l'endoderme (LOPRIORE). Elle se produit toujours de la même façon : en considérant des niveaux de plus en plus éloignés du traumatisme initial, on voit apparaître des éléments superposés ou alternes profonds, puis, progressivement, des éléments alternes de plus en plus proches de la périphérie du cylindre central.

Cette régénération est extrêmement intéressante ; d'une part, elle précise la persistance de l'accélération pathologique, mais surtout elle est en tout point comparable à la *naissance d'un nouveau convergent* dans un organe qui, normalement au

cours de son allongement, acquiert un nombre de convergents supérieur à celui qu'il présente primitivement : par exemple, lorsqu'une radicelle, binaire au niveau de son insertion, devient par la suite ternaire ou quaternaire (L. RICARD) [110].

Le retour à une structure normale, — accélérée ou non, mais topographiquement normale, — s'est montré assez lent en général et, morphologiquement, la racine reste d'autant plus grêle et tortueuse que la reconstitution est plus lente,

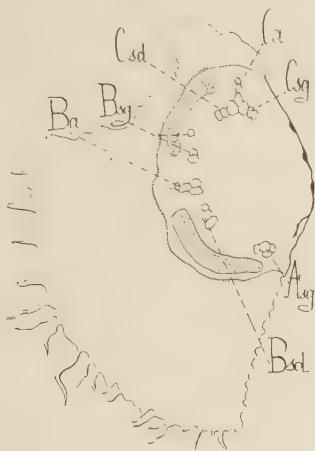


Fig. 48.



Fig. 49.

surtout si elle se fait à partir d'un méristème incomplet. Il ne semble pas que l'espèce intervienne dans cette question de longueur dans le temps ou l'espace ; l'intensité du traumatisme est le facteur prédominant. Cependant les racines de *Cucurbita pepo* m'ont paru effectuer ce retour avec une lenteur particulière. A titre de contrôle et avec le minimum de description, je vais montrer la reconstitution de la racine dans l'échantillon déjà étudié (fig. 13) et pour lequel la lésion emporte également une portion latérale du méristème. La racine de Courge n'a pas atteint le degré d'accélération que comportait la racine de Fève ; la réduction des éléments trop tôt apparus va porter sur un petit nombre de vaisseaux, elle n'en sera que plus facile à percevoir. Les coupes se succèdent à 1 mm ou 1,5 mm depuis le niveau lésé jusqu'à 2 cm de la pointe de la racine. La figure 48 révèle un aspect plus normal

des éléments alternes des convergents C et B (moins de résorptions provoquées), une diminution en nombre des éléments superposés Csg, Csd et surtout Asg plus proches des tissus lésés. La figure 49 montre la non-différenciation des vaisseaux Csg; une moindre accélération dans l'apparition des vaisseaux superposés Bsg et Bsd (plus voisins de la phase



Fig. 50.



Fig. 51.

alterne, ils sont moins évolués); un état sensiblement stationnaire des vaisseaux superposés Asg.

La figure 50 correspond à un niveau peu vascularisé : les convergents B et C sont réduits à quelques éléments alternes profonds et un élément intermédiaire pour C; du convergent A, il reste un unique vaisseau qu'il est difficile de caractériser : dernier de la phase alterne, premier de la phase superposée ? Il se trouve dans un parenchyme anormal, à cellules irrégulières, recloisonnées, qui dégénère comme le prouve la figure 51, plus pauvre encore en tissu conducteur que la précédente. Le convergent A n'est plus représenté, B et C ont respectivement 5 et 3 éléments alternes; à ce niveau *prédomine l'influence inhibitrice* des différenciations, corrélative des nécroses du secteur méristématique correspondant au convergent A.

En effet, la figure 52 témoigne d'une vascularisation plus importante des convergents B et C; mais surtout, dans un cylindre central devenu circulaire et après *régénération de*

l'endoderme, un convergent réapparaît que je désigne par A' ; et il le fait par la différenciation de 2 vaisseaux alternes profonds. Malgré l'éloignement des convergents A' et C, on

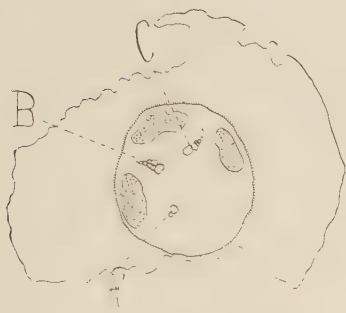


Fig. 52.

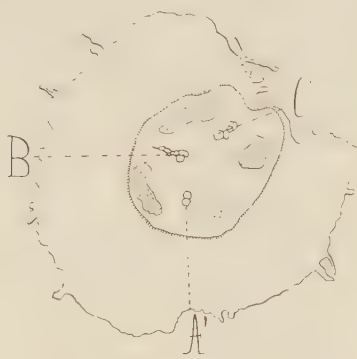


Fig. 53.

remarque le faible développement et l'emplacement anormal du phloème qui les sépare. Sur la figure 53, les convergents B et C ont une phase alterne plus complète ; le convergent A' est constitué de 2 vaisseaux alternes, mais ceux-ci sont moins profonds, donc moins accélérés ; sur leur droite se différencie un 4^e massif criblé avec quelques tubes criblés seulement dans un parenchyme libérien caractéristique. Enfin, au niveau de la figure 54, le convergent B est le plus évolué : ses éléments primitifs sont anormalement résorbés ; le convergent C, lui aussi, a ses premiers vaisseaux résorbés par accélération pathologique, alors que 3 de ses vaisseaux alternes profonds sont en voie de différenciation ; le convergent régénéré A' semble ne pas pouvoir différencier encore ses éléments primitifs ; un 4^e convergent (que la disposition du phloème fait pressentir au niveau précédent et qui correspond au convergent D directement supprimé) réapparaît enfin par des vaisseaux alternes très périphé-

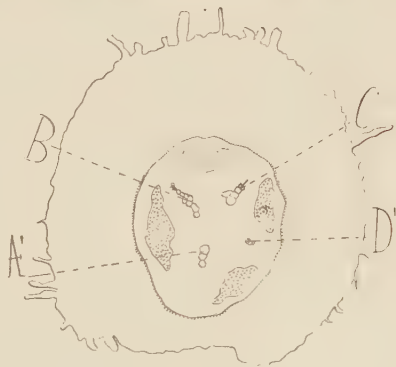


Fig. 54.

riques ; il s'avère ainsi le moins soumis des 4 à l'accélération pathologique.

Tant pour la disparition des éléments du xylème prématurément différencié que pour le mode de réapparition des convergents supprimés, 2 espèces bien différentes se comportent semblablement.

III. *Conclusion : Amplitude de l'influence à distance.* — Il est donc toujours possible de retrouver, dans une racine traumatisée, des niveaux qui échappent à l'accélération pathologique. Toutefois, on ne parvient à observer une structure rigoureusement normale que si la lésion s'est produite à une distance suffisante du collet ; sinon, les phénomènes d'accélération basifuge masquent ceux qui sont imputables au traumatisme. Au-dessous de la lésion, on peut toujours revenir à la structure normale, il suffit que la plante ait pu poursuivre sa croissance un temps assez considérable.

De part et d'autre des lésions, les processus de retour à la vascularisation typique sont comparables ; on note tout d'abord une *diminution en nombre* des éléments hâtivement différenciés, en commençant par ceux qui appartiennent aux phases les plus avancées dans l'évolution : **atténuation de l'influence accélératrice sur les différenciations** ; seulement après, *renaissent les éléments supprimés directement ou indirectement* par le traumatisme : **atténuation de l'influence inhibitrice sur les différenciations** et **diminution des résorptions provoquées**. Mais un fait paraît certain : l'influence à distance persiste plus longtemps au-dessous du niveau lésé qu'au-dessus de lui ; les tissus jeunes lui sont nettement plus soumis. On est alors autorisé à se demander si la transmission descendante des substances accélératrices ou inhibitrices se fait par les tubes criblés, comme on l'a vue s'opérer de façon ascendante dans les vaisseaux (traces d'acides). Si oui, les conséquences structurales sont identiques, les modifications portent sur le xylème et semblent intéresser fort peu le phloème.

Enfin, quand une racine complète se régénère à partir d'un méristème fragmentaire, elle le fait toujours de telle sorte que :

1^o la régénération de l'endoderme précède toute réapparition d'éléments conducteurs ;

2^o lorsqu'un convergent est régénéré, les éléments qui se différencient les premiers dans une évolution normale se retrouvent en dernier lieu. On rencontre d'abord les vaisseaux alternes profonds, souvent même les premiers des vaisseaux superposés. Ce n'est que vers la pointe de l'organe, quand toute influence pathologique a cessé, qu'on assiste à la différenciation des vaisseaux alternes centripètes primitifs.

Un dernier résultat s'applique aussi bien au-dessus qu'au-dessous des blessures ; j'ai noté qu'**au niveau même des lésions** les conséquences du traumatisme sont doubles ; il peut y avoir simultanément *accélération* et *inhibition* dans les différenciations : une lésion peu brutale et lointaine est presque toujours accélératrice, et cela seul ; une lésion intense et profonde produit une accélération plus marquée sur les vaisseaux qui en sont éloignés, mais elle arrête la différenciation des éléments les plus proches sans qu'il y ait nécessairement de *destructions directes*. A **distance**, au contraire, l'accélération prédomine en général et s'affirme d'autant plus que les éléments sont plus voisins des tissus mortifiés.

EXEMPLE RÉCAPITULATIF : « CNICUS BENEDICTUS », PLANTULE
PEU SOUMISE A L'ACCÉLÉRATION BASIFUGE NORMALE.

Très brièvement, je décrirai une série de coupes, depuis la base de l'hypocotyle jusqu'à la pointe de la racine, dans une plantule de Chardon béni piquée transversalement au niveau de son méristème terminal, alors qu'elle était âgée de 5 jours. Récoltée 5 jours après, elle ne mesure que 4 cm (fig. 55), mais les effets de l'accélération basifuge normale ne sont pas à craindre dans cette étude : l'espèce présente des vaisseaux alternes jusque dans l'hypocotyle. Le traumatisme a *directement et complètement détruit* les éléments méristématiques destinés à engendrer l'un des 2 convergents ; nous allons retrouver les résultats énoncés antérieurement, au-dessus, au niveau même, au-dessous de



Fig. 55.

la lésion ; je ne ferai que les rappeler au sujet de chaque figure.

Figure 56, base de l'hypocotyle. La coupe est limitée par un épiderme ; la structure est rigoureusement normale ; le xylème est représenté par la bande diamétrale des vaisseaux alternes suivis de quelques vaisseaux superposés.

Figure 57, quelques millimètres plus bas, au-dessous du

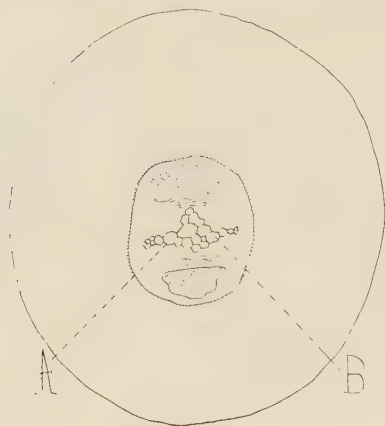


Fig. 56.



Fig. 57.

collet. La structure y est tout à fait normale, moins avancée que précédemment ; la coupe est limitée par une assise pilifère. Plus bas, 0,5 cm du collet, il semble à première vue qu'on est en présence d'un appareil conducteur typique, mais assez évolué (fig. 58). En effet, on est presque au stade figuré à la base de l'hypocotyle. Mais une observation minutieuse montre que, d'une part, 2 éléments alternes relativement externes sont restés cellulotiques (*influence à distance inhibitrice*) ; d'autre part, les vaisseaux superposés hâtivement différenciés appartiennent surtout au second convergent B (*influence à distance accélératrice*). Cependant, rien ne témoigne de l'existence d'une lésion à ce niveau.

2 mm plus bas, une encoche du tissu cortical indique l'approche de la région blessée et renseigne sur la direction prise par l'aiguille (fig. 59) ; aucune destruction directe de vaisseaux n'est décelable ; l'accélération évolutive est plus marquée que sur la figure 58, mais de façon comparable :

1° Le convergent B est doublement soumis à l'accélération pathologique : ses premiers vaisseaux alternes sont résorbés (résorption provoquée) ; ses éléments superposés à droite



Fig. 58.



Fig. 59.

comme à gauche sont hâtivement et intensément différenciés (influence accélératrice).

2° Plus proche des tissus lésés, le convergent A subit



Fig. 60.



Fig. 61.

surtout l'influence inhibitrice manifestée par la non-lignification de 3 éléments alternes moyens.

A 0,9 cm du collet, au point où la racine présente extérieurement la trace du passage de l'aiguille (fig. 60), des *destructions directes* suppriment complètement le xylème

du convergent A, laissant des lacunes cicatricielles bordées de taches lignifiées. Le convergent B est profondément modifié : 6 vaisseaux alternes normaux et un 7^e très grand sont suivis d'éléments superposés constituant deux ailes dont l'une Bsd, plus proche des destructions corticales, est plus accélérée que l'autre.



Fig. 62.

Coupe immédiatement inférieure (fig. 61) ; la lésion est plus profonde et entame le cylindre central. L'emplacement du convergent A est occupé par un tissu de comblement très anormal : cellules petites, serrées, chevauchant les unes sur les autres en coupe transversale. Le xylème du convergent B affecte la forme d'un arc où tous les éléments sont superposés, anormalement petits, sauf un seul que l'on peut regarder comme le dernier des vaisseaux alternes ; il a gardé sa place et son calibre ; au maximum d'intensité de la lésion correspond le maximum de l'*influence accélératrice* sur le convergent B ; l'*influence inhibitrice* sur le convergent A est totale au moment de la récolte.

La figure suivante (fig. 62) correspond à une coupe située à 1,1 cm du collet, sous le point de pénétration de l'aiguille (début de la partie radiculaire engendrée après le traumatisme). La section est incomplète : du côté lésé, l'écorce manque ainsi que la périphérie de la stèle. L'*inhibition pathologique* reste entière sur les éléments du convergent A ; le convergent B est plus anormal que jamais ; son xylème est formé d'éléments courts, obliques, très nombreux et appartenant tous à la phase superposée ; en outre, *leur lignification est faible*, — je n'avais pas encore eu l'occasion d'insister sur ce point, — il est de règle presque générale que *la lignification perd en intensité ce qu'elle gagne en étendue* ; nous aurons à le constater souvent au cours du chapitre suivant. A ce niveau, la racine ne possède plus rien des caractères « fondamentaux » de sa structure.

Les réparations commencent (fig. 63) 0,2 cm plus bas : le

méristème prolifère de façon moins désordonnée : l'écorce est moins incomplète, l'*endoderme est régénéré*, le convergent B a pris un aspect qui rappelle ce qu'il était au niveau lésé. Il possède 4 éléments alternes profonds Ba, relativement petits, accompagnés de vaisseaux superposés à droite et à gauche Bsd, Bsg, dont la répartition est fantaisiste. Atténuées l'une et l'autre, l'*influence inhibitrice* persiste sur la différenciation des premiers éléments alternes ; l'*influence accélératrice* provoque l'apparition hâtive des vaisseaux superposés. A la place du convergent A, on n'observe que du tissu parenchymateux dans lequel de grands éléments empilés

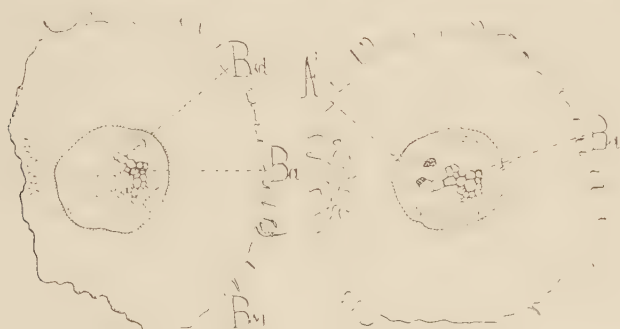


Fig. 63.

Fig. 64.

radialement dans le prolongement du xylème alterne Ba peuvent faire penser à des éléments en voie de différenciation. Leurs sections relatives en font douter.

Au niveau de la figure 64, tout est reconstitué : endoderme, écorce, assise pilifère avec poils très nombreux, il ne manque que des éléments vasculaires. Le convergent B retrouve une constitution de plus en plus normale : ses vaisseaux alternes primitifs sont absents, mais les éléments alternes profonds sont typiques, ainsi que les vaisseaux superposés qui les suivent. Des grands éléments à parois minces signalés sur la figure précédente, il ne subsiste que 2 cellules sensiblement plus petites et internes ; latéralement au plan cotylédonnaire, de minuscules éléments sclérifiés apparaissent, ils sont courts, à ornementation réticulo-rayée. Peut-on dire qu'ils correspondent à des vaisseaux superposés qui seraient l'aile gauche du convergent A ? Si oui, celui-ci réapparaîtrait par des

vaisseaux bien tardifs dans la suite normale de l'évolution et se caractérisant comme des éléments de raccord. Ce n'est pas impossible.

La régénération vasculaire est beaucoup plus certaine 2 mm plus bas (fig. 65), à 1,7 cm de la base de l'hypocotyle. Quoique déformée, la bande diamétrale des vaisseaux alternes se reconnaît, le xylème A'a se trouvant déjeté sur la droite :



Fig. 65.



Fig. 66.

la lignification est faible pour les vaisseaux profonds A'a, et l'influence *inhibitrice* empêche encore la différenciation des éléments primitifs ; des vaisseaux superposés, normalement lignifiés, s'adjoignent à la bande diamétrale sans qu'on soit autorisé à les rattacher à l'un ou l'autre des convergents.

2 mm plus bas (fig. 66), la structure est devenue symétrique. Les 2 xylèmes alternes se rejoignent normalement et sont également influencés par la lésion ; les vaisseaux alternes primitifs manquent ; mais à peine plus bas, à 2 cm du collet, 2 cm de la pointe, on est en présence (fig. 67) d'une bande vasculaire diamétrale typique et complète. Une seule conséquence du traumatisme est encore perceptible : l'*accélération de développement* qui, à part le nombre des éléments, confère au niveau de la figure 67, à 2 cm de la pointe, le même aspect qu'au niveau de la figure 57, situé 1,7 cm plus haut. Il est certain qu'une racine normale de *Cnicus benedictus* à ce niveau et à cet âge ne posséderait que

3 ou 4 éléments vasculaires, les plus primitifs, mais aucune perturbation ne persiste.

Ainsi nous avons retrouvé dans une racine à structure simple et peu accélérée tous les phénomènes signalés antérieurement. Malgré un traumatisme extrêmement violent, nous avons suivi les stades intermédiaires entre un niveau à structure normale au-dessus de la lésion et un autre au-dessous d'elle, assistant à l'apparition, la croissance, le maximum, la décroissance et la disparition des effets de la blessure.



Fig. 67.

CONSÉQUENCE ANATOMIQUE SECONDAIRE DES LÉSIONS : INSERTION VASCULAIRE ANORMALE DES RADICELLES.

J'ai rappelé avec quelle fréquence une racine traumatisée émet des radicelles. En conséquence, nombreuses ont été les coupes transversales de la racine comportant une et même plusieurs insertions radicellaires. Or, dans la région soumise à l'influence perturbatrice, on sait maintenant que des altérations de structure intéressent le xylème alterne, celui-là même qui, normalement, assure le raccord vasculaire entre racine-mère et radicelle. La communication entre les xylèmes alternes (*raccord direct*) est impossible chaque fois que le traumatisme a provoqué la résorption des éléments primitifs du convergent qui alimente la ramification. On voit alors un arceau d'éléments courts, à ornementation réticulo-rayée, rencontrés longitudinalement par la coupe et situés au niveau du péri-cycle de la racine mère, sans contact avec la phase alterne correspondante. Plus rarement (fig. 68), on trouve un cas que je considère comme intermédiaire entre le raccord normal et le raccord tout à fait anormal dont je viens de parler et que je caractériserai ultérieurement.

Une racine de Lupin, récoltée à 10 jours, ne présentant extérieurement aucune trace de lésion, a subi un traumatisme

tel que la phase alterne de l'un de ses 2 convergents est directement détruite dans les coupes situées à 9 cm du collet. On trouve à sa place un tissu parenchymateux très lâche. A 8,5 cm du collet (fig. 68) naît une radicelle. Le xylème du convergent B comporte 1 puis 4 éléments alternes profonds (Ba) suivis de 2 éléments superposés à gauche et 3 à



Fig. 68.

droite ; le xylème du convergent A présente une phase alterne Aa complète, accompagnée d'éléments superposés dont les premiers sont les homologues des éléments superposés du convergent B pour lequel les suivants ne sont pas différenciés (influences accélératrice seule pour A, accélératrice et inhibitrice pour B, plus proche des destructions directes). En relation avec la naissance d'une radicelle sont précocement apparus des éléments superposés formant un capuchon de part et d'autre d'un *raccord direct* anormalement interne et grêle : il est assuré par des éléments de raccord, anormaux, en file étroite, rejoignant un seul vaisseau alterne de la racine. C'est donc *latéralement* que l'essentiel de la relation vasculaire s'établit, sur des vaisseaux superposés hâtivement différenciés dans la racine-mère, ainsi qu'elle se surajoute au *raccord direct*, plus tard, à un stade plus avancé de l'évolution normale. *En définitive, le « raccord direct » existe, mais très réduit ; un raccord latéral que j'appelle « raccord indirect » s'y adjoint prématurément.*

Beaucoup plus anormale est l'insertion vasculaire donnée

par la figure 70, qui représente une coupe rigoureusement axiale à la radicelle d'une racine de Lupin dont l'extrémité a été mise en contact avec HCl concentré. Bien que les résorptions provoquées par le traumatisme ne portent que sur 2 vaisseaux alternes, le *raccord direct* manque. Les éléments qui auraient dû le donner, ainsi que le prouve la figure 69 emprun-



Fig. 69.



Fig. 70.

tée à un échantillon normal, sont restés parenchymateux. Le « *raccord indirect* » existe seul, réalisé par des éléments superposés et même secondaires trop tôt apparus (influence accélératrice).

De toute évidence, une coupe transversale à la radicelle, en son point d'insertion, présenterait un anneau d'éléments superposés entourant un parenchyme médullaire anormal, alors que, typiquement, on devrait avoir une bande diamétrale de vaisseaux alternes et elle seule, à ce stade jeune (L. RICARD) [110].

Un tel fait constitue indubitablement un phénomène d'accélération, et il est intéressant d'étendre aux radicelles

le résultat acquis pour la racine. Le liquide toxique transporté par les vaisseaux primitifs de la racine-mère a provoqué la formation hâtive de vaisseaux superposés secondaires (influence accélératrice) ; cette même présence de toxique a empêché la différenciation des éléments destinés normalement à assurer le *raccord direct* (influence inhibitrice). Le faisceau vasculaire de la radicelle se trouve alors obligatoirement relié aux vaisseaux superposés de nouvelle formation, non porteurs de toxique.

RÉACTIONS DE DÉFENSE ET RÉPARATIONS.

Les conséquences des lésions ne se limitent pas aux modifications de l'appareil conducteur. Les parenchymes réagissent eux aussi, en particulier au contact des blessures. Une véritable défense s'établit. Des cloisonnements secondaires s'orga-

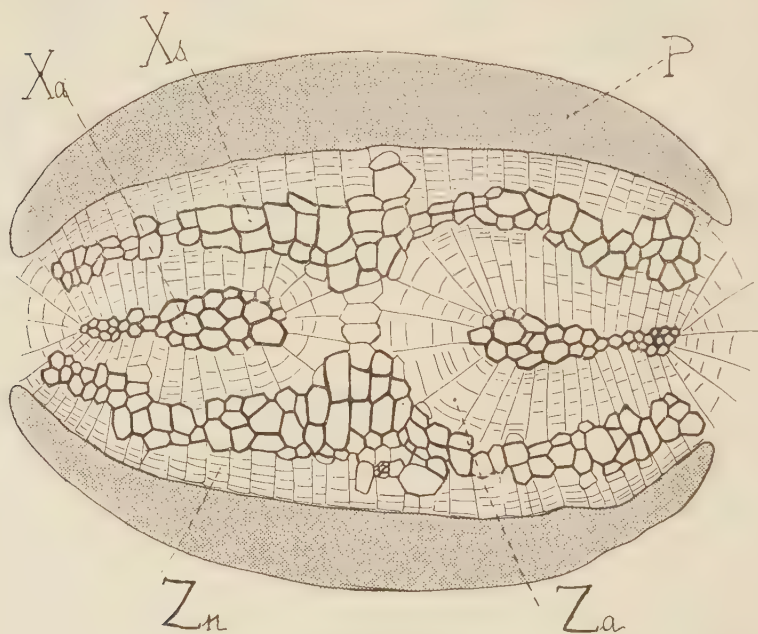


Fig. 71.

nisent, fournissant des files cellulaires qui tendent à isoler la cause perturbatrice et à protéger l'organisme végétal [87 et 117]. C'est ainsi que des éléments s'allongent perpendiculairement

aux lèvres des lésions, puis se cloisonnent parallèlement aux bords et sclérifient les membranes devenues externes. J'aurai l'occasion d'insister sur ce phénomène dans la seconde partie du travail.

Avec les traumatismes chimiques, le processus d'isolement est identique. Des files cellulaires s'irradient autour des vaisseaux porteurs de toxique, par le fonctionnement d'une zone génératrice anormale *Za*, dont la figure schématique 71 donne un exemple. Souvent aussi, quand le traumatisme entraîne une déchirure interne, j'ai constaté la formation de véritables *endodermes de protection*, soit en remplacement de l'endoderme détruit, soit à l'intérieur de celui-ci, le doublant en quelque sorte, autour d'îlots de xylème isolés notamment dans les cas de polystélie vraie ou fausse.

Enfin, quand la racine répare les lésions produites, les reconstitutions se font aux dépens de tissus originellement destinés à donner autre chose : du parenchyme médullaire devient parenchyme cortical dont l'assise externe régénérée peut se différencier au point de fournir une assise pilifère. Une orientation fonctionnelle existe normalement, mais des causes extérieures sont susceptibles de la modifier [40].

SECONDE PARTIE

Exposé analytique des perturbations anatomiques conférées à une plantule de Chou par une zoocécidie du collet.

En application des résultats précédents, j'ai orienté mes recherches sur des anomalies de développement dues à des traumatismes biologiques. Nombreux sont les travaux traitant des galles de racine, tige, pétiole, feuilles, fleurs (LACAZE-DUTHIERS [79], MOLLIARD [94], HOUARD [75], M^{me} VORMS-RAVILLARD [122]). Mais ces auteurs étudient la galle elle-même, son évolution, sa forme, ses tissus spéciaux, les produits nocifs émis par le parasite cécidogène (MOLLIARD), enfin les modifications anatomiques qu'elle provoque au niveau où elle se forme (MASSALONGO, FRANK). Mais ces données anatomiques sont brèves; il n'est pas question des répercussions du traumatisme sur l'ensemble du développement de l'organe atteint.

Le terme de « cécidie » fut créé par F. THOMAS; sa définition est traduite par HOUARD : « toute production végétale anormale accompagnée de formation de tissu nouveau, déterminée par la réaction de la plante à l'irritation parasitaire ». Il s'agit bien de « réaction de la plante »; pourquoi serait-elle limitée au niveau de l'expansion gallaire ? VUILLEMIN [124] affirme que « l'histoire pathologique d'une plante est inscrite dans ses tissus ». C'est cette histoire que j'ai voulu retrouver.

Les cécidies qui m'ont intéressée sont des Entomocécidies. Le rostre pénètre dans un organe vivant : traumatisme mécanique. La ponte s'accompagne de l'émission de liquides nocifs, de pH variables, qui amènent dans les tissus une rupture de l'équilibre chimique. Négligeant l'état pathologique perma-

ment qui résulte de la présence parasitaire des corps étrangers biologiques que sont les œufs, puis les larves, je trouve à l'origine d'une zoocécidie les 2 causes mécanique et chimique susceptibles, ainsi qu'il ressort du chapitre précédent, de modifier profondément, même très loin du niveau de la galle, la structure fondamentale de l'organe. Je n'ai pas pour but l'étude des cécidies en elles-mêmes ; je veux expliquer la structure, aussi complexe soit-elle, d'un organisme biologiquement traumatisé.

Mon attention a été fixée par un phénomène bien connu des maraîchers : l'apparition de galles souvent multiples sur l'appareil fixateur d'une espèce de Chou cultivé. « C'est une galle de collet, me dit-on ; elle ne se produit que sur les plantules résultant du semis d'août et n'a aucune conséquence fâcheuse sur nos plants. » Poussant mon investigation, j'obtins ces renseignements : « Le Chou dit *Superfin de Calais* se sème fin juillet, début août. On l'arrache fin septembre pour le « mettre en nourrice » (cette opération consiste en un repiquage en rangs serrés des plants destinés à passer l'hiver). Presque tous les échantillons présentent alors, au voisinage du collet, des renflements de taille variable pouvant atteindre la grosseur d'un pois. On enlève les galles les plus apparentes, les coupant avec l'ongle sans précaution, et cela ne nuit en rien au jeune plant ; on laisse les plus petites. En mars, les Choux sont repris pour être vendus comme « Choux à repiquer ». Tous sont également développés ; les plants intacts sont extrêmement rares ; les opérés de septembre présentent une large cicatrice en creux ; les non-opérés ont 1 et souvent 2 ou 3 protubérances superposées ou voisines, dont l'ensemble atteint la grosseur d'une noisette. A côté de la cicatrice, les précédents ont quelquefois des galles qui, à peine visibles en septembre, ont proliféré comme celles des plantules non opérées. Tous les individus sont vendus sans distinction ; on fait sauter les galles un peu grosses, d'où, en général, on libère une larve. Parfois, la boursoffure est percée d'un ou 2 orifices, la galle est vide. Tous continuent parfaitement leur croissance, on dirait même que les individus opérés sont plus robustes que les autres. » Cette

appréciation, bien qu'empirique, m'apparut précieuse, confirmant l'hypothèse que je voulais vérifier : si la plantule résiste au traumatisme, elle doit présenter une accélération de développement d'autant plus considérable que l'agent pathologique agit pendant des mois, intensifiant le trouble initial causé par la piqûre. Cette déduction présente un danger : attribuer à des tissus adultes la malléabilité des tissus méristématiques et leur étendre, *a priori*, des résultats acquis dans des plantules âgées de trois à six jours. Le Chou a environ un mois lors de la piqûre qui est faite près du collet et non pas dans le point végétatif ; les conditions sont assez différentes.

Je fis moi-même des semis en pleine terre les 5, 13 et 24 août, l'état atmosphérique ayant été défavorable en fin juillet. Je récoltai des échantillons des 3 semis les 28 septembre et 31 octobre suivants. Je vérifiai que la presque totalité des plants du semis du 5 août présentait de 1 à 5 cécidies de tailles variables, allant de la nodosité à peine marquée à celle de la grosseur d'un pois. Le rendement des 2 semis ultérieurs était moins bon et le nombre des plantes atteintes minime. Je me suis limitée à l'étude du semis du 5 août. Il ne semble pas que la différence entre les échantillons âgés de 2 mois (récolte du 28 sept.) et ceux âgés de 3 mois (récolte du 31 oct.) soit autre qu'un développement plus poussé de la plantule et des galles. Ce qui est frappant, c'est l'épaisseur comparative de la racine, de l'hypocotyle et de la base de l'épicotyle chez les plantes parasitées, ainsi que l'abondance des radicules : premier accord avec les résultats antérieurs.

Mes recherches précédentes étaient limitées à la racine, organe plus riche en données anatomiques, parce que présentant une évolution vasculaire complète (CHAUVEAUD). Il était donc utile de localiser la piqûre : le niveau de prédilection est celui du collet ; il n'est pas rare de déceler la trace de 3, 4, 5 piqûres autour de ce niveau, toutes n'aboutissant pas forcément à la formation d'une galle. Les piqûres successives s'étendent sur un assez grand laps de temps, l'état évolutif des galles d'un même échantillon en témoigne. Les cécidies les moins développées (dernières piqûres produites) sont

toujours à un niveau supérieur au collet, s'étagant de la base au sommet de l'hypocotyle. L'Insecte opère dans la partie de la plante qui sort de terre. Or, le Chou est une espèce à structure binaire peu accélérée ; il présente normalement les phases alternes de ses 2 convergents jusqu'au sommet de l'hypocotyle ; en conséquence, un axe hypocotylé constitue, autant qu'une racine, un bon matériel de recherches au point de vue anatomique.

Les cécidies des échantillons récoltés à l'automne sont habitées ; il fut facile de recueillir les parasites et de les identifier comme étant les larves mélolonthoïdes d'un Coléoptère du groupe des Curculionidés, le **Ceuthorrhynchus pleurostigma**, Insecte assez petit, 2 mm de large, 3 de long, qui apparaît en mai et se reproduit en août. Or, HOUARD [75] étudie la cécidie du *Brassica oleracea*, provoquée par le *Ceuthorrhynchus pleurostigma*. Il précise que le parasite est situé dans les « formations libéro-ligneuses secondaires de la tige », et affirme que la galle se forme « à la base de la tige ». Il semble cependant, d'après les figures, que son étude a porté sur l'épicotyle. Il donne comme normale, et sans terme de comparaison, la structure d'un niveau N immédiatement inférieur à l'excroissance, ainsi que, dit-il, « la partie opposée de la tige (opposée à la région parasitée) qui, étant peu déformée, joue le rôle de point d'appui ». L'action cécidogène, comme il la désigne, serait alors étroitement localisée.

D'autre part, HIERONYMUS, FRANK, KIEFFER, RIETER, accusent du même fait le **Ceuthorrhynchus sulcicollis**. C'est la seule espèce notée par GUÉNAUX [69] pour le *Brassica oleracea*, et il est si affirmatif qu'il la nomme « Charançon du Chou ». Des contradictions apparaissent : la femelle pondrait ses œufs au début de juillet, alors que mes semis n'étaient pas faits ; on trouve ensuite : « ces protubérances de la tige et la racine du Chou peuvent être très nombreuses ; elles ralentissent alors la vigueur de la végétation ; les têtes des Choux se forment mal, restent petites et rabougries », et l'auteur envisage les moyens possibles de destruction de l'Insecte. Or, j'ai vérifié les dires du maraîcher auquel je m'étais adressée ; j'ai laissé croître des Choux de mon semis du 5 août : ils ont

donné des « têtes » volumineuses récoltées vers le 1^{er} juin.

Peu importe l'espèce du **Ceuthorrhynque**. Peut-être s'agit-il, en ce qui concerne la résistance au parasite, d'une question de sous-espèce, le jardinier ayant bien recommandé de prendre pour matériel d'expérimentation le Chou dit *Superfin de Calais*. Celui-là seul, en tout cas, nous retiendra.

En résumé :

Pour HOUARD, parasite situé à la base de la tige et conséquences anatomiques limitées aux tissus gallaires et à leur niveau ;

D'après les données morphologiques et empiriques, galles du collet ou de la base de l'hypocotyle qui, loin d'entraver le développement de l'hôte, semblent le fortifier ;

Pour GUÉNAUX, influence biologique si considérable qu'elle provoque une atrophie végétative.

RECHERCHES PERSONNELLES

J'ai mené parallèlement l'étude des rares échantillons indemnes de tout traumatisme et des échantillons parasites. La technique reste la même : coupes transversales depuis l'extrémité de la racine jusqu'à la base de la tige épicotylée. Je me limiterai à l'interprétation minutieuse de 2 plantules aussi identiques que possible : semis du 5 août, récolte du 28 septembre, développement en longueur comparable pour les racines et les hypocotyles ; l'une est d'aspect normal (fig. 72), et son étude anatomique ne révèle aucune perturbation ; l'autre, volontairement choisie simple (fig. 73), ne présente qu'une seule cécidie, de la taille d'un gros pois, un peu au-dessus du collet. Le diamètre de la racine parasitée est notablement supérieur à celui de l'échantillon normal, la différence s'accroît à l'approche de la galle et se maintient considérable au-dessus d'elle. On note un accroissement sensible du nombre et de l'épaisseur des radicelles sur l'échantillon malade ; par contre, il ne porte pas de racines adventives.

Une difficulté s'est rencontrée à l'arrachage : il est presque impossible d'obtenir la racine parasitée rigoureusement en-

tière ; son point végétatif a-t-il cessé de fonctionner ou est-il trop fragile pour résister au lavage des échantillons extraits de la terre ? J'ai opéré avec d'infinies précautions, mais n'ai jamais pu obtenir l'extrémité de la racine. Les coupes terminales révèlent une organisation avancée dans le cycle naturel



Fig. 72.



Fig. 73.

de développement qui m'incite à croire que le méristème initial de la racine principale n'est plus fonctionnel depuis quelque temps déjà. Cette opinion se confirme en considérant l'activation intense du système radicellaire. Mes premières coupes dans la racine traumatisée sont donc homologuées à celles de la racine normale avec une légère approximation. J'indiquerai pour chaque coupe la distance qui la sépare de la précédente, chacune d'elles étant repérée par rapport à la démarcation morphologique que constitue le collet. Les figures — sauf les études de détail — sont obtenues par projection directe et sont grossies 30 fois. Elles sont semi-schématiques : rigoureusement exactes par le tracé, schématiques par des figurations conventionnelles que je préciserai en les

introduisant. Le plan cotylédonnaire est le plan horizontal.

J'ai adopté ici l'ordre inverse de celui que j'ai suivi antérieurement : je remonte progressivement de la pointe de la racine vers la tige. La racine seule nous intéressant, le fait de commencer l'étude au collet donnait les réactions de l'organe, notamment au-dessous du point de lésion, dans l'ordre où elles s'étaient produites effectivement dans l'espace et le temps. D'autre part, il s'agissait de stades jeunes pour lesquels on peut sans inconvénient aborder les structures les plus compliquées et terminer par les plus élémentaires. Il est plus commode ici, étant donnés l'âge de la plante et la complexité des réactions, d'interpréter d'abord les niveaux à structure relativement simple. Ce faisant, je perds pour la racine l'avantage cinématique dont je bénéficiais dans le 1^{er} cas, mais je le retrouve pour la tige. Or, le traumatisme intéresse l'hypocotyle, la cécidie se développe sur cet axe qui, de ce fait, présente le maximum de perturbations. Le géotropisme négatif de l'hypocotyle et l'ordre de complexité croissante de la structure justifient le sens choisi.

I. — Portion de la racine non vascularisée au moment de la piqûre.

La première coupe obtenue est située à 5,4 cm du collet (fig. 74). Alors que, normalement, elle présenterait une vascularisation faible : bande diamétrale des éléments alternes de ses 2 convergents, suivis de 3 ou 4 éléments superposés de

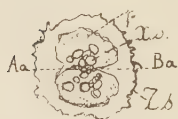


Fig. 74.

chaque côté, un endoderme avec ponctuations radiales, une écorce primaire limitée par une zone pilifère commençant à peine à s'exfolier, la racine parasitée accuse le « vieillissement précoce » signalé. Les premiers éléments alternes ne sont pas différenciés. A leur place se trouve un parenchyme de cellules assez grandes, presque empilées radialement. 4 vaisseaux alternes profonds Aa rejoignent les 3 homologues Ba. Après eux des éléments superposés sont différenciés hâtivement de part et d'autre du plan cotylédonnaire, dont le nombre est tel qu'ils donnent déjà

un parenchyme de cellules assez grandes, presque empilées radialement. 4 vaisseaux alternes profonds Aa rejoignent les 3 homologues Ba. Après eux des éléments superposés sont différenciés hâtivement de part et d'autre du plan cotylédonnaire, dont le nombre est tel qu'ils donnent déjà

l'aspect si caractéristique de la structure radiculaire du Chou : 2 ailes vasculaires étalées en éventail. Ces vaisseaux superposés *xs* sont des éléments de gros calibre reliés entre eux par des fibres de sclérenchyme petites et denses, comme cela se produit dans une évolution normale. En superposition au xylème, 2 faisceaux criblés *p* sont bien développés, déjà bordés extérieurement par les premiers tubes criblés écrasés ; au delà, 2 ou 3 assises corticales à grandes cellules, puis 4 à 5 assises subéreuses *Zs*, d'origine secondaire, dont la plus externe, fortement subérifiée, est déchiquetée, témoignant une exfoliation récente.

Ainsi, à 5,4 cm au-dessous d'une galle unique, la racine de l'hôte est suffisamment soumise à l'influence à distance du traumatisme, pour que des éléments de ses phases alternes ne se différencient pas, et que, par contre, les éléments des phases superposées aient un développement accéléré. Apparition hâtive du xylème, précocité d'extension du phloème, écrasement contre le péricycle des premiers tubes criblés déjà non fonctionnels, stade avancé des formations secondaires corticales, tout cela concourt à donner à la racine un aspect qu'elle aurait eu plus tard, à ce niveau, la non-différenciation des éléments alternes primitifs exceptée.

La figure 75 (9 mm au-dessus de la précédente, 4,5 cm au-dessous du collet) fournit la naissance d'une radicelle. Les phénomènes précédemment notés pour le xylème et le phloème s'accroissent ; en conséquence, une z. g. l.l. (1) (*Zg*) fonctionne hâtivement et, parmi les tubes criblés écrasés, les 1^{res} fibres dites « péricycliques » *F* apparaissent 2 d'un côté, 1 de l'autre. L'insertion vasculaire de la radicelle se réalise par des éléments du xylème alterne *Ba* et, latéralement, par des éléments de xylème superposés *xs*, petits, serrés, ressemblant plutôt à du sclérenchyme qu'à des vaisseaux. A un niveau où une racine normale n'en forme pas

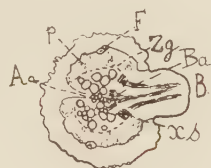


Fig. 75.

(1) Étant donné l'emploi fréquent de cette expression, et pour des raisons d'ordre matériel, j'emploierai désormais cette abréviation pour « zone génératrice libéro-ligneuse ».

encore, une racine à développement pathologique émet une radicelle qui s'insère non seulement sur des éléments anormalement les plus primitifs, mais encore sur des éléments superposés très récents, comme cela se fait tardivement dans une évolution normale. Ainsi, loin de la région lésée, le *raccord direct* coexiste avec le *raccord indirect*, mais les 2 se font dans

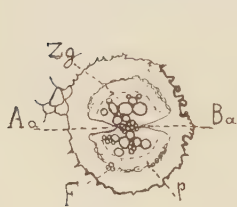


Fig. 76.

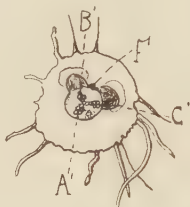


Fig. 77.

des conditions irrégulières. Racine et radicelle se comportent comme elles le feraient plus tard, à ce niveau, dans une évolution normale. la non-différenciation des éléments alternes primitifs exceptée.

Les figures 76 et 77 correspondent à une coupe faite à 6 mm au-dessus de la précédente, à 3,9 cm du collet. Mon attention avait été attirée par la taille supra-normale de la radicelle émise à ce niveau : son diamètre est sensiblement le même que celui de la racine-mère au point où elle s'en libère. La figure 76 est légèrement inférieure au niveau de l'insertion, sans intérêt nouveau : les fibres sont toutes d'un même côté (variations individuelles normales); un lambeau très réduit de l'écorce primaire est adhérent. La section de la radicelle s'oppose à celle de la racine par un cylindre central ternaire, petit et « jeune », inclus dans une écorce primaire limitée par une zone pilifère fonctionnelle. Chacun des 3 convergents présente les 4 à 5 premiers vaisseaux alternes normalement différenciés, suivis du reste des phases alternes en voie de différenciation jusqu'au centre et, en alternance, 3 groupes criblés. Tout ceci est normal. Ce qui l'est moins et atteste que la radicelle a subi, elle aussi, une influence accélératrice c'est qu'à un stade aussi jeune, 2 sur 3 de ses convergents émettent simultanément une radicelle de 2^e ordre. Entre les 2 radicelles naissantes, 3 fibres péri-cycliques de soutien F sont hâtivement différenciées.

La figure 78 donne une coupe de la même radicelle située 1,5 cm plus bas que celle de la figure 77 et accuse la persistance

de la précocité de ramification. En effet, à un stade très jeune, 1 des 3 convergents forme encore une radicelle de 2^e ordre. Cette radicelle occupe une surface équivalente à celle du cylindre central de la radicelle-mère, ce qui ne s'observe pas généralement.

Il m'a paru intéressant de connaître l'insertion d'une radicelle biologiquement si accélérée. Elle est donnée par la figure 79 (2 mm au-dessus de la fig. 76). Notons un accroissement considérable du diamètre, indépendamment de la déformation due au départ de la radicelle. Pour la racine, rien de nouveau dans la structure. Les éléments alternes *Aa* semblent plus abondants que leurs homologues *Ba*, et ceci, par la présence de 2 éléments allongés, étirés, qui peut-être ont pris part à la vascularisation de la radicelle sans qu'aucune des coupes ne permette de l'affirmer. La figure 75 rend l'hypothèse vraisemblable, mais la figure 79 prouve que, si le *raccord direct* a existé, il a intéressé un nombre réduit



Fig. 79.

d'éléments. En effet, elle correspond au niveau moyen de l'insertion et conduit à interpréter le *raccord vasculaire* comme uniquement *indirect*, réalisé, ainsi que sur la fig. 75, par des éléments petits, serrés, à allure sclérenchymateuse. Plus près des niveaux lésés, il est logique que le

raccord direct n'ait pu s'établir ou qu'il l'ait fait par 1 ou 2 éléments alternes seulement.

La radicelle devient rapidement parallèle à la racine (2 mm plus bas, nous avons obtenu les 2 organes côte à côte, fig. 76 et 77). En conséquence, sa section (fig. 79), longitudinale axiale à l'insertion, devient oblique et ne permet pas de suivre la disposition du xylème. Mais alors, un lambeau de l'écorce radicellaire prolonge la coupe et révèle un phénomène intéressant au sujet de son endoderme. Il apparaît suivant un arc où les cellules s'observent longitudinalement. Ce sont des éléments isodiamétriques (fig. 80), présentant des membranes régulièrement sclérifiées, selon un réseau



Fig. 78.

peu serré ou, plus rarement, suivant des raies qui s'anastomosent. VAN TIEGHEM [119] a signalé l'existence d'un « réseau sus-endodermique » de la racine, notamment chez les Crucifères. Le réseau lignifié intéresse ici l'endoderme lui-même à un stade particulièrement primitif, puisqu'il appartient à une radicelle non libérée des tissus de la racine. Or, DAUPHINÉ [44] rappelle qu'un tel réseau existe à l'état cellulosique dans toute membrane jeune. On est fondé à croire qu'une



Fig. 80.

lignification extrêmement précoce des parois endodermiques a arrêté dans son extension le réseau cellulosique initial et, le sclérifiant, l'a rendu permanent et perceptible sans coloration spéciale. Pour VAN TIEGHEM, il s'agit d'un renforcement de l'appareil de protection du cylindre central ; vraisemblablement, c'est ici un processus de défense physiologique : l'assise endodermique assurant hâtivement son rôle d'assise filtrante vis-à-vis des substances transmises, accélératrices et toxiques.

Ainsi, la racine parasitée est suffisamment influencée à 3,9 cm, 3,7 cm du collet (fig. 76 et 79) pour présenter une accélération de développement telle qu'elle la transmet à ses radicelles. Cependant, si les insertions radicellaires sont anormales, les figures 77 et 78 prouvent que, hors des tissus de la racine-mère, l'excitation ne se traduit plus par une différenciation anormale du xylème, mais seulement par une précocité à former des radicelles.

La figure 81 (5 mm au-dessus de la précédente, 3,2 cm du collet) a pour intérêt de montrer le *raccord indirect*, en face d'une phase alterne incomplète Aa d'une radicelle qui, une fois encore, va nous retenir. Contrairement à l'opinion longtemps formulée (VAN TIEGHEM, BONNIER), « qu'une radicelle renferme un nombre de faisceaux au plus égal et généralement inférieur à celui des faisceaux de la racine-mère, que les racines qui n'ont que deux faisceaux ligneux ne donnent que des radicelles à deux faisceaux ligneux », L. RICARD [109] a montré qu'une racine binaire formait le plus souvent des radicelles, binaires sans doute dans leur partie supérieure,

mais ternaires par la suite. En vertu de ce résultat, il était normal que la radicelle des figures 77 et 78 possède une structure ternaire. L. RICARD a étudié les lois suivant lesquelles s'opère le passage de la 1^{re} à la 2^e disposition. Je vais montrer que la radicelle naissant sur la figure 81 se comporte normalement quant à la modification du nombre de ses convergents, bien que son insertion soit anormale. La figure 82 la représente 1 cm après sa sortie de la racine, précisément dans la région où, de binaire, elle devient ternaire.

Une accélération de développement imputable au traumatisme de la racine-mère y est décelable : les 1^{ers} éléments alternes différenciés A'a et B'a sont distants du péricycle de plus d'une cellule de parenchyme. Or, les convergents A' et B' sont les seuls qui existent aux niveaux supérieurs de la radicelle, dans la partie où elle est binaire. La coupe présente 3 groupes de phloème : p_1 forme un massif

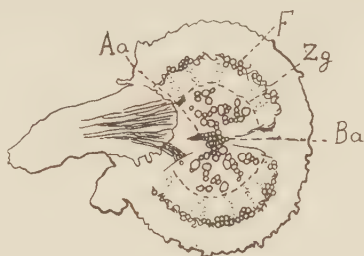


Fig. 81.

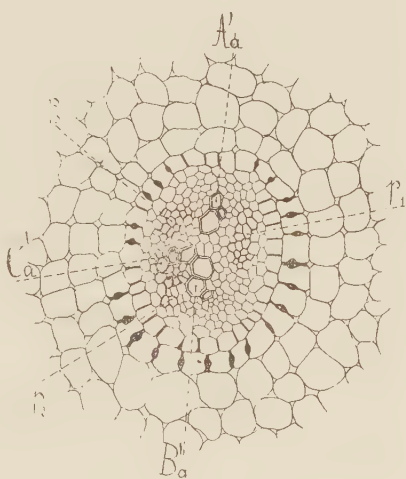


Fig. 82.

assez étendu parallèlement au péricycle, il correspond au faisceau criblé qui, plus haut, s'étale à droite sur toute la bande diamétrale des xylèmes alternes ; p_2 et p_3 sont 2 massifs plus réduits, localisés, résultant de la scission en 2 du faisceau criblé antérieurement symétrique de p_1 . En alternance avec ces 3 groupes de phloème, sont 3 faisceaux vasculaires : A' ne subit guère de modifications, il reste dans le prolongement des vaisseaux profonds de B'. Celui-ci, par contre, semble se courber : à gauche, 2 vaisseaux alternes profonds

différenciés et un 3^e périphérique en voie de différenciation ont constitué un convergent C', pour lequel toute influence accélératrice a cessé de se faire sentir, le dernier des vaisseaux C'a se différenciant à une cellule du péricycle ; à droite, s'amorce ce qui sera le convergent B'₁, situé entre les phloèmes p_1 et p_2 , et apparaissant par un vaisseau alterne profond, latéral par rapport aux éléments B'a. Vers sa pointe, la radicelle présente *au complet* les phases alternes de ses 3 convergents. Très près de son insertion anormale dans une racine soumise à un traumatisme considérable, une radicelle binaire suit donc un processus normal dans l'augmentation du nombre de ses convergents, à savoir : leur apparition par les vaisseaux alternes profonds. Ainsi se trouve revérifiée l'identité de comportement des éléments les plus primitifs de l'évolution dans 2 cas d'accélération d'origine différente : accélération pathologique et accélération basifuge normale ont pour conséquence indiscutable leur non-différenciation. Ici, les 2 causes s'ajoutent.

La radicelle a réagi physiologiquement à l'arrivée des substances accélératrices ; son endoderme semble localement dédoublé : chaque cellule de l'assise interne présente alors le réseau lignifié précédemment signalé, qui se traduit, en coupe transversale, par une membrane radiale régulièrement épaissie ; l'assise externe a les caractères habituels de l'endoderme des Crucifères ; les membranes radiales portent une épaisse ponctuation médiane. La figure révèle une notable variabilité dans la répartition de ces 2 catégories d'épaississements ; on passe du péricycle et de l'une à l'autre des assises endodermiques le long d'une spirale (fréquent dans les racines jeunes). Mais les cellules à réseau lignifié sont *sous-endodermiques* et non *sus-endodermiques*, comme le signale VAN TIEGHEM. Faut-il attribuer ce fait à une circulation centrifuge du toxique, alors que la voie centripète est la voie normale de l'absorption ?

Avec la figure 82 se termine l'étude des 2,2 cm accidentellement terminaux. Sur toute cette longueur, la racine accuse une accélération de développement ainsi traduite :

non-différenciation des vaisseaux alternes primitifs ;

différenciation hâtive du phloème et du xylème superposés, qui en est corrélative ;

apparition précoce de la z. g. l. l. des fibres péri-cycliques, des formations corticales subéreuses secondaires ;

formation avec fréquence anormale de radicules dont le développement accéléré entraîne :

au niveau de l'insertion vasculaire, des raccords anormaux ;
le long des radicules, une précocité remarquable à constituer des radicules de deuxième ordre.

L'influence à distance a pu intéresser les éléments du xylème alterne de la racine, parce qu'ils n'étaient pas différenciés au moment où le traumatisme s'est fait sentir à ces niveaux.

II. — Portion de la racine vascularisée au moment de la piqûre.

L'influence du traumatisme sur les éléments alternes du xylème était si manifeste qu'il n'a pas été nécessaire de figurer la structure d'une racine normale, au même niveau et au même âge. A partir de 3 cm environ du collet, les coupes successives présentent des phases alternes dont l'aspect est plus normal. *A priori*, ce phénomène peut dérouter : comment se peut-il que des éléments de même valeur ontogénique soient soumis à l'influence pathologique loin de la cause perturbatrice, alors qu'ils lui échappent à des niveaux plus proches ? Il est aisé de le justifier. Au moment de la piqûre de l'Insecte, la racine avait une longueur comprise entre 3,5 et 4 cm ; à 3 cm du collet et au-dessus de ce niveau, les premiers éléments de xylème alterne étaient différenciés. Au-dessous, ils étaient tout au plus à l'état de pré-différenciation : le traumatisme intervenant a empêché leur lignification en même temps qu'il déterminait l'apparition hâtive de ceux qui les auraient suivis dans une évolution normale. En deçà de 3 cm du collet, l'influence à distance ne peut que provoquer la différenciation précoce des éléments qui auraient normalement suivi et, si elle est suffisante, déterminer la résorption des vaisseaux primitifs. Loin du niveau lésé, il est logique de trouver intacts des éléments figés par leur lignification au moment de la piqûre.

Les figures 83 et 84 (4 mm plus haut que la fig. 81, 2,8 cm

du collet) sont : l'une (fig. 83) dans la racine parasitée, l'autre (fig. 84) dans la racine normale. La différence de taille est manifeste, toujours dans le sens indiqué. Un lambeau de parenchyme cortical primaire, *pc* (fig. 84), atteste que l'exfoliation de ce tissu par la racine normale est actuelle, alors qu'elle est terminée pour l'autre. Dans les 2 cas, la zone subéreuse protectrice secondaire fonctionne, présentant, dans la figure 84, les caractères d'irrégularité, de faible épaisseur (2 assises), d'étirement, signalés dès la figure 74 et qui prouvent

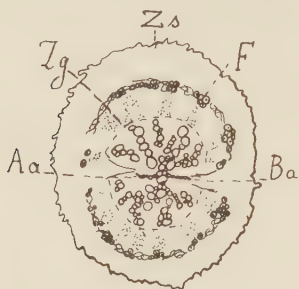


Fig. 83.



Fig. 84.

que son fonctionnement est récent. Les dimensions relatives du cylindre central et de l'écorce sont comparables dans les 2 organes, mais l'état évolutif des éléments conducteurs bien différents. On retrouve le « vieillissement précoce » de la racine malade : surabondance des fibres péricycliques *F* ; tendance à la répartition en îlots des éléments fonctionnels du phloème, s'opposant à leur répartition homogène de la figure 84 ; zone génératrice *Z g* fonctionnant activement, alors que, normalement, s'amorcent ses premiers cloisonnements ; enfin et surtout, modifications du xylème. Au développement plus considérable du xylème superposé (fonctionnement hâtif de la *z. g. l. l.*) s'ajoute une différence de constitution de la 3^e phase : tous les vaisseaux superposés de la figure 84 sont d'origine primaire, mais, à la périphérie du xylème, se lignifient des éléments petits, serrés, empilés radialement, qui font penser au sclérenchyme intervasculaire des anneaux ligneux secondaires et attestent le début du fonctionnement de la *z. g. l. l.* ; ils correspondent à ce qu'on appelle quelquefois méristème ligneux secondaire. On recon-

naît (fig. 83) les vaisseaux équivalents aux vaisseaux superposés primaires de la figure 84 ; ils sont suivis par des éléments qui leur ressemblent, quoique de formation secondaire et, de ce fait, empilés radialement ; mais on constate la *non-lignification* des cellules à allure sclérenchymateuse signalées (fig. 84). *L'accélération pathologique a provoqué la différenciation hâtive des éléments conducteurs, à l'exclusion des éléments de soutien Internes* (par contre, les fibres péricycliques sont nombreuses). Enfin, l'aspect général des phases alternes Aa et Ba est comparable dans les 2 organes, bien que l'inégalité de développement trompe : la bande diamétrale paraît plus petite dans la racine traumatisée, en fonction du plus grand étalement des ailes vasculaires superposées. Néanmoins, elle est grêle, les éléments primitifs sont en mauvais état : colorés en vert très foncé, leur résorption est prochaine. (La naissance d'une radicelle a modifié la forme des éléments Ba (fig. 84) ; cela est dû à l'établissement du *raccord direct* de sa vascularisation ; il faut en tenir compte dans la comparaison précédente.)

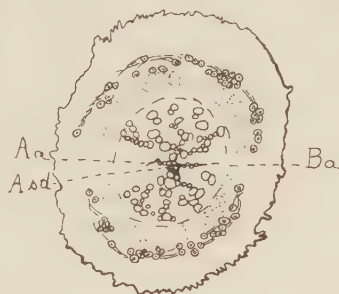


Fig. 85.

En résumé, *l'influence accélératrice* est ici exclusivement constructrice, sauf pour le sclérenchyme intervasculaire.

La figure 85 (4 mm au-dessus de la précédente, 2,4 cm du collet) n'apporte rien de nouveau au point de vue général, mais la phase alterne Aa est très spéciale : 3 vaisseaux alternes profonds sont normaux ; celui qui les précède est altéré et rejeté sur la gauche, les premiers sont détruits : une traînée verte, à leur place, donne l'aspect bien connu des vaisseaux en voie de résorption. Rien ne justifie cette différence de comportement entre les 2 xylèmes alternes. En outre, on remarque la forme anormale du premier vaisseau superposé situé sous le plan cotylédonnaire, Asd (la suite justifie son rattachement au convergent A) ; sa membrane, épaisse sur la face externe, est incurvée, d'où une section réniforme. Si on se reporte à la figure 83, on trouve une section analogue

du même vaisseau, mais la déformation est moins accusée. L'explication est facile : les vaisseaux superposés altérés étaient en voie de différenciation au moment de la piqure ; à distance, ils sont influencés et *leur lignification se fait mal* ; les vaisseaux alternes profonds, suffisamment différenciés, résistent, alors que les plus primitifs sont précocement résorbés.

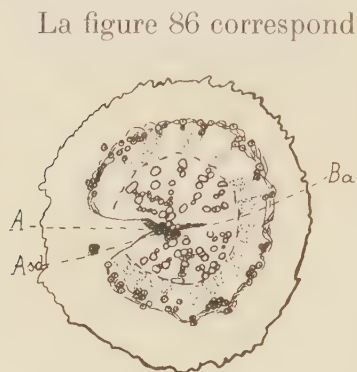


Fig. 86.

La figure 86 correspond à une coupe immédiatement supérieure à la précédente, à 2,4 cm du collet ; la dissymétrie de structure s'exagère : tout se passe comme si une lésion accidentelle atteignait le convergent A et lui seul. Ses vaisseaux alternes primitifs sont totalement détruits ; ses éléments alternes profonds et les premiers superposés de droite *Asd* sont d'un vert noirâtre ; leur section ovoïde (comme s'ils étaient compressés) est remplie de colorant vert, ainsi que cela se produit pendant la dégradation sur place de la lignine des vaisseaux en voie de disparition. D'autre part, si les formations secondaires, vaisseaux, z. g. l. l., tubes criblés, ainsi que les fibres péricycliques, réalisent un anneau discontinu sur la droite de la figure, même dans le plan cotylédonnaire, un arrêt net se produit sur la gauche, en face du convergent A, pour toutes les formations secondaires ; 3 fibres seulement sont différenciées dans ce secteur constitué de parenchyme à grandes cellules.

Sur la figure 87 (3 mm au-dessus des précédentes, 2,1 cm du collet), la cause de dissymétrie est précise : une radicelle est émise par le convergent A ; son xylème semble avoir subi une *destruction directe*, atteignant les éléments connexes de la racine. Ayant observé 11 coupes passant par l'insertion, j'ai choisi (fig. 87) la plus axiale de toutes, bien qu'elle ne permette pas de suivre longtemps la vascularisation de la radicelle. Aux niveaux inférieurs les anomalies étaient limitées et localisées ; ici, les perturbations s'étendent. Il se

produit dans le plan cotylédonnaire, à droite, la raréfaction des éléments différenciés que je notais plus bas, à gauche : 4 ou 5 fibres F seulement, des îlots criblés réduits et constitués des éléments primitifs normalement formés avant le traumatisme. La z. g. l. l. plus active, donc plus large à ce niveau qu'aux précédents, y est interrompue ; seuls, les éléments du xylème superposé sont différenciés là comme ailleurs, et la phase alterne du convergent B est intacte. L'action à distance, au niveau de la naissance très anormale d'une radicelle, consiste donc en une *inhibition locale* de certaines différenciations qui s'interpose dans l'*accélération générale*.

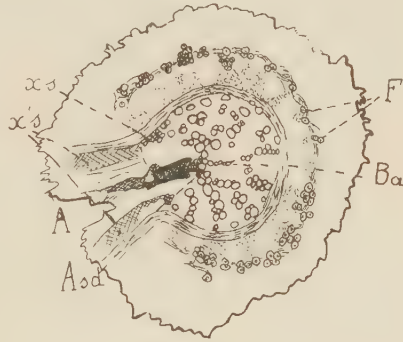


Fig. 37.

Quant à l'appareil vasculaire de la radicelle, il comporte 2 séries parallèles de vaisseaux détruits, empâtés de colorant vert noirâtre, qui s'insèrent sur les vaisseaux alternes profonds et les vaisseaux superposés *Asd*, ceux-là mêmes qui, plus bas, révélaient à distance une action nocive particulière. Ainsi, à un niveau relativement proche de la galle, le *raccord direct a existé, mais il était anormal*. Ceci renseigne sur la biologie de la racine à ce niveau : tous les éléments de la phase alterne étaient différenciés avant la piqûre, mais très vite, *influence à distance du traumatisme*, ils cessent de fonctionner. Or, l'accélération pathologique provoque une surabondance de radicelles ; l'une d'entre elles naît ici le plus normalement possible, c'est-à-dire sur les plus primitifs des vaisseaux fonctionnels : l'un ou 2 éléments alternes profonds, suivis des premiers éléments superposés de droite (obliquité insensible mais réelle des radicelles de racines binaires). Mais l'activation vitale que suppose la naissance d'une radicelle provoque un appel considérable de substances en ce point, aboutissant à l'arrivée massive des produits toxiques ; il en résulte la *destruction sur place* de tout le « *raccord direct* » de la radicelle et des vaisseaux

qui l'alimentent dans la racine. Ces destructions confèrent à la radicelle une accélération de développement qui s'ajoute à celle que lui transmet la racine : un important « raccord indirect » s'établit. La radicelle présente, en coupe longitudinale, de nombreux vaisseaux superposés *xs* (figurés conventionnellement), fonctionnels en suppléance des autres au moment de la récolte, et qui s'insèrent sur les éléments du xylème superposé les plus récents de la racine *xs*. Comme je l'ai déjà

signalé, ces éléments superposés sont petits, serrés, à allure de sclérenchyme.



Fig. 88.

Dans la figure 88 (2 mm au-dessus de la précédente, 1,9 cm du collet), la formation des éléments secondaires, tubes criblés, méristème et vaisseaux, est comparable dans le plan cotylédonnaire B à ce qu'elle

est ailleurs ; les éléments nécrosés sont en nombre limité et strictement localisés : vaisseaux alternes du convergent A et premiers vaisseaux superposés *Asd*, exactement ceux que l'action à distance, due au développement anormal de la radicelle, avait touchés au-dessous d'elle (fig. 85 et 86). Même dans le plan cotylédonnaire A, les désordres se réparent : on y voit la radicelle traumatisée en coupe longitudinale tangentielle, et déjà les 2 extrémités de la z. g. l. l. s'incurvent vers l'intérieur et tendent à reconstituer une zone continue, quoique déformée : la partie profonde est à peine fonctionnelle au moment de la récolte, elle n'a encore fourni aucun élément conducteur.

Ainsi, l'influence à distance de la piqure a provoqué ou accéléré la formation d'une radicelle à 2 cm au-dessous du collet. L'état évolutif de la racine à ce moment et à ce niveau est tel qu'un *raccord anormal* s'édifie. L'intensité des cloisonnements modifie le chimisme de la plante et détermine un tel appel de substances nocives que les éléments fonctionnels de la racine et tous ceux de la radicelle, — plus

perméables à cause de leur lignification récente, — sont détruits ; alors s'établit, en suppléance, le « raccord indirect ».

La figure 89 se situe 1 mm au-dessus de la précédente, à 1,8 cm du collet. La racine principale ne se ressent plus du trouble dû à la radicelle pourtant bien proche, puisqu'un lambeau de son parenchyme cortical est encore visible. Indemne de tout traumatisme secondaire, ne recevant d'autre influence à distance perceptible que de la cécidie, la coupe présente une structure à symétrie bilatérale qu'on est tenté d'appeler normale. Il faut la confronter avec la coupe homologue de l'échantillon intact (fig. 90), pour juger de l'accélération de son développement. La différence de taille des sections, toujours constatée dans le même sens, est frappante, ainsi que l'intense sclérisation *scl* du parenchyme intervasculaire et la rareté relative des vaisseaux de la figure 90 ; au contraire,

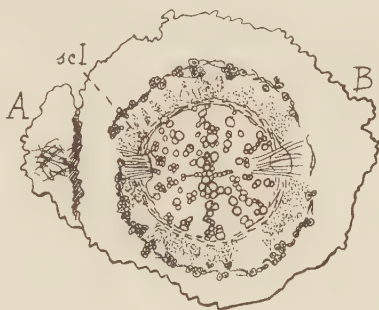


Fig. 89.



Fig. 90.

les vaisseaux sont abondants et les sclérisations *scl* très rares dans la figure 89. Mais précisons : si les xylèmes alternes sont altérés de part et d'autre par la formation des radicelles, fréquentes à ces niveaux ; si les z. g. l. l., en face de ces xylèmes alternes, sont interrompues pour la même raison et, en conséquence, ne donnent pas d'éléments conducteurs dans le plan cotylédonnaire, il faut remarquer que c'est précisément de part et d'autre du plan cotylédonnaire A que sont apparues les rares sclérisations *scl* de la figure 89. A cela, deux explications sont possibles : on peut admettre que la zone génératrice, rétablie profondément de ce côté (fig. 88), obéit encore à l'accélération venue de la radicelle ; que cette influence se traduit par un fonctionnement anormal d'une zone généra-

trice déjà accélérée par ailleurs : les éléments méristématiques différenciés hâtivement donneraient des éléments petits, serrés, sclérifiés, dans le secteur où la zone cambiale s'est redressée jusqu'à devenir circulaire. Il me paraît plus vraisemblable de considérer ces éléments sclérenchymateux comme rigoureusement équivalents à ceux qui assurent le *raccord indirect* précocement constitué dans des radicelles biologiquement accélérées. Jusqu'ici, ils occupaient une position latérale par rapport au plan cotylédonnaire, parce qu'on les observait sur une coupe longitudinale de la radicelle, choisie le plus axialement possible. Figure 89, on a de la radicelle une coupe tangentielle et très superficielle. Pour bien comprendre la valeur des éléments tels que *scl*, retournons à la figure 87 et réalisons que tout autour du *raccord direct* nécrosé est constitué, en suppléance, un *raccord indirect* de vaisseaux superposés *xs* formant manchon, dont la figure 87 donne une section longitudinale. Quelle que soit l'orientation d'une coupe longitudinale axiale de la radicelle à développement accéléré, la section serait identique ; en particulier, en plan vertical. Autrement dit, les éléments *scl* (fig. 89) jouent *au-dessus* des vaisseaux nécrosés identiquement le rôle assumé (fig. 87) par les éléments *xs*, situés *de part et d'autre* des mêmes vaisseaux nécrosés : ils assurent le « *raccord indirect* » de la radicelle, en suppléance du « *raccord direct* » altéré. La proximité des îlots qu'ils forment symétriquement par rapport au plan cotylédonnaire prouve que la coupe correspondant à la figure 89 est presque tangente au cylindre central de la radicelle. En ce cas-limite, on aurait un seul groupe d'éléments dans le plan cotylédonnaire lui-même. En définitive, j'accorde aux cellules sclérifiées *scl* (fig. 89) la valeur de vaisseaux au même titre qu'aux éléments *xs* (fig. 87) ; de ce fait, la figure 89 ne présente aucune sclérification intervasculaire, malgré les apparences. Une fois de plus, *la racine a acquis la structure qu'elle aurait eue plus tard, à ce niveau, dans une évolution normale, la différenciation du sclérenchyme intervasculaire exceptée.*

Les coupes immédiatement supérieures à celle qui correspond à la figure 89 ne sont soumises à aucune perturbation

supplémentaire ; l'influence à distance due au traumatisme biologique leur confère le « vieillissement précoce » toujours signalé, sans altérer leur symétrie bilatérale. Plus haut, on observe, pour les éléments alternes et les premiers éléments superposés de droite du convergent B, la résorption et la malformation qui, pour les éléments homologues du convergent A, avaient révélé (fig. 88) une perturbation localisée (vaisseaux à section réniforme). Ce fait indique une avance dans la différenciation des éléments de A par rapport à ceux de B. Je donnerai une

seule figure (fig. 91) de cette région radiculaire qui reproduit à droite ce que la portion inférieure donnait à gauche. Elle présente des analogies frappantes avec la figure 87 située 0,5 cm plus bas, réalisant comme elle une coupe longitudinale axiale de la radicelle perturbée : destruction

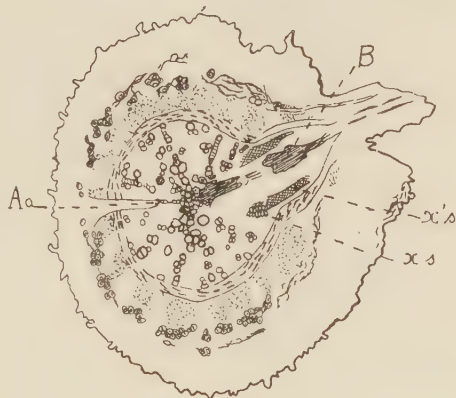


Fig. 91.

sur place de tous les éléments d'un *raccord direct anormal* ; établissement corrélatif du *raccord indirect* fourni par les derniers vaisseaux superposés à aspect sclérenchymateux *xs*, alimentant des éléments superposés *x's*, coupés longitudinalement dans la radicelle et formant manchon conducteur autour des vaisseaux primitifs détruits.

Cela ne se produit qu'une fois pour chaque convergent et ne pouvait se produire qu'une fois, ces phénomènes correspondant à un état évolutif précis de la racine, au moment où se fait sentir l'influence à distance du traumatisme biologique. Si les 2 convergents avaient évolué de façon rigoureusement parallèle, c'est au même niveau que la racine aurait donné naissance aux 2 radicelles anormales successivement rencontrées. Mais il est général que les convergents d'une même racine évoluent plus ou moins rapidement. Ici, le convergent A est en avance de 3 ou 4 vaisseaux sur B ; il

présentait, 0,5 cm plus bas, exactement les réactions que B présente au même moment; à ce niveau. Ceci explique que les malformations atteignant des vaisseaux qui *sont en train de se lignifier* portent sur des éléments ontogéniquement équivalents, mais à un niveau inférieur quand il s'agit du convergent A, le plus évolué.

Ainsi se trouve étudiée la deuxième région biologique ; elle s'étend de 2,8 à 1,6 cm du collet et se caractérise, *au moment de la piqûre*, par les faits suivants :

- tous les éléments alternes sont différenciés ;
- les éléments en voie de différenciation sont les éléments superposés primaires les plus profonds ;
- la racine n'a pas encore formé de radicelles.

L'influence à distance de la cécidie, *au moment de la récolte*, s'y traduit par :

- le « vieillissement précoce dû à l'apparition hâtive des vaisseaux superposés secondaires, de la z. g. l. l., des tubes criblés disposés en îlots, de fibres péricycliques abondantes ;
- la non-sclérification du parenchyme intervasculaire ;
- l'apparition de radicelles anormales pour lesquelles :
 - le « raccord direct » s'est établi sur les vaisseaux fonctionnels à ce moment (raccord anormal), puis a été détruit sur place, tant pour les éléments de la radicelle que pour les éléments connexes de la racine ;
 - le « raccord indirect » est précocement réalisé, restant seul fonctionnel.

On pourrait objecter que l'influence à distance due au traumatisme détruit peu d'éléments dans la racine, alors qu'elle entraîne la destruction de quantité de vaisseaux dans la radicelle, au même niveau, au même moment ; c'est contradictoire, si on ne fait intervenir que la distance à la lésion. Mais c'est justement parce que la racine était âgée au moment de la piqûre que, depuis le début de cette étude, les conséquences intéressantes du traumatisme se trouvent dans les radicelles, à des degrés divers suivant leur position, mais toujours dans les radicelles, parce que matériel plus malléable. Aux niveaux actuellement considérés, les éléments récemment lignifiés ou en voie de différenciation sont rares dans la racine ; ceux-là seuls sont détruits sur place. Dans la radi-

celle, une foule d'éléments sont très jeunes, donc très perméables ; par le fait qu'ils transportent des substances toxiques, ils subissent une élongation anormale avant leur destruction, ce qui, en coupe longitudinale, augmente la surface qu'ils occupent. S'il faut encore préciser à quel point l'*influence à distance du traumatisme dans la radicelle* est intense, remarquons l'épaisseur du manchon constitué par les éléments de suppléance du « raccord indirect » : ils témoignent de l'accélération de développement transmise à la radicelle par l'intermédiaire de la nécrose de ses éléments primitifs.

III. — Portion de la racine ayant atteint, au moment de la piqûre, le début des formations secondaires.

Je rappelle qu'au moment de la piqûre la racine avait de 3,5 à 4 cm (elle s'est peu allongée après le traumatisme, résultat connu); sa structure était alors normale. Ainsi, le convergent A différenciait ses premiers éléments alternes de 3,5 à 3 cm environ du collet ; ses vaisseaux alternes profonds et premiers superposés de 3 à 2 cm environ du collet ; ses vaisseaux superposés primaires jusqu'à 1,5 cm environ du collet ; là, les cloisonnements de la z. g. l. l. commençaient et la racine acquérait la structure secondaire. En conséquence, nous avons vu l'*influence à distance* intéresser successivement les éléments alternes primitifs, empêchant leur différenciation ; les éléments alternes profond et les premiers superposés : malformations, insertion anormale des radicelles à leur niveau ; puis la phase superposée primaire tout entière : non-sclérification intervasculaire. Corrélativement, à tous les niveaux, nous avons noté la différenciation hâtive des éléments des phases ultérieures de l'évolution normale, entraînant le « vieillissement précoce » de la structure et la constitution précoce des radicelles. Il est indispensable de réaliser par la pensée l'état évolutif de chacun des niveaux de la racine *au moment de la piqûre*, pour suivre l'interprétation de la structure *au moment de la récolte*. Pour les coupes qui vont suivre, il ne faut pas perdre de vue que la racine avait établi normalement sa structure primaire

quand le traumatisme s'est produit. J'ai choisi, pour aborder cette 3^e partie de la racine, 2 niveaux proches non perturbés secondairement par des naissances de radicelles et les ai confrontés avec un niveau équivalent de l'échantillon normal : ceci, pour montrer l'influence précise du traumatisme, avec son minimum de complexité.

La figure 92 se situe à 1,3 cm du collet et la figure 93, 1 mm plus haut. Pour la première fois, des sclérifications intervasculaires sont réalisées, encore anormales et irrégulières, plus étendues dans la figure 93. Voyons d'abord la structure normale de ces niveaux au moment de la récolte (fig. 94). Altérés par la formation des radicelles très abondantes à ces niveaux, les premiers vaisseaux alternes sont en mauvais état : étirés, écrasés, faisant taches vertes, parfois réduits à des spirales de lignine isolées dans le parenchyme. Mais les vaisseaux alternes profonds sont intacts, ainsi que les premiers éléments superposés, de gros calibre, nombreux, et en parfaite contiguïté ; les 2 ailes vasculaires superposées typiques présentent des vaisseaux clairsemés dans un sclerenchyme homogène. Au delà, la z. g. l. l. est fonctionnelle, donnant des vaisseaux en voie de différenciation sur son bord interne et, extérieurement, 2 faisceaux criblés où les éléments conducteurs sont uniformément répartis. Les fibres péri-cycliques sont différenciées hors le plan cotylédonnaire ; la zone subéreuse est fonctionnelle, mais des lambeaux de parenchyme cortical primaire sont encore adhérents. La coupe passe dans l'axe d'une radicelle qui présente, avec le *raccord direct*, un début de *raccord indirect* se faisant sur des éléments superposés relativement profonds. La radicelle émise plus haut par l'autre convergent est coupée obliquement ; elle révèle une structure ternaire constituée par le début des phases alternes ; l'une d'elles émet une radicelle de 2^e ordre.

Voyons maintenant la structure acquise parallèlement dans l'échantillon parasité (fig. 92). Les premiers éléments alternes sont très altérés ; leur participation à la vascularisation des radicelles, jointe à l'influence destructive des liquides nocifs, accélère leur nécrose. Témoins : les éléments Ba proches d'une insertion radicellaire sont complètement dis-

parus et remplacés par des cellules peu sclérifiées, petites, serrées. Les éléments alternes profonds et les premiers éléments superposés, bien lignifiés au moment de la piqûre, sont intacts. Dans le xylème superposé qui les suit immédiatement, une dissymétrie apparaît : si le xylème x_{1s} est normal avec vaisseaux et sclérénchyme, le xylème x_{2s} manque de sclérifications intervasculaires. Il ne faut pas exagérer l'importance de ces différences d'aspects. Il arrive fréquemment qu'une partie du xylème (celui qui est au-dessus du plan cotylédonnaire) atteigne un état évolutif plus avancé dans l'ordre normal de l'évolution que celui qui, théoriquement, en devrait être symétrique. Au moment de la piqûre, les sclérifications qui, nous l'avons vu (fig. 84), commencent normalement au voisinage de la z. g. l. l. dès sa constitution, étaient plus abon-



Fig. 92.

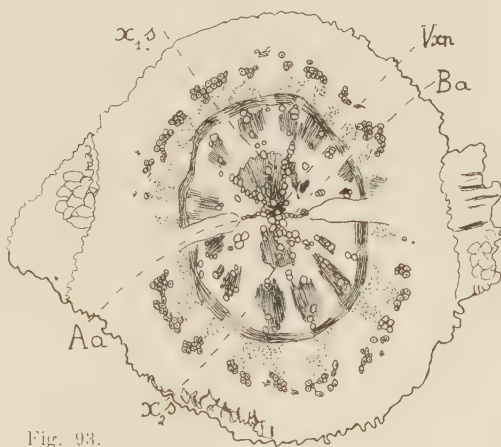


Fig. 93.

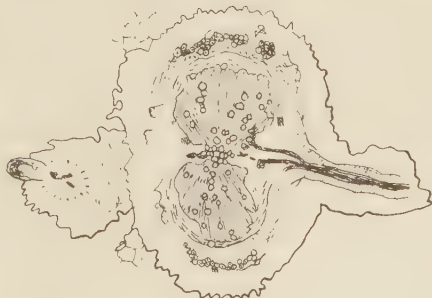


Fig. 94.

dantes d'un côté du plan cotylédonnaire que de l'autre. En effet, elles débutaient à peine en x_2s . Si le traumatisme ne s'était pas produit, la sclérification aurait continué, le retard se serait progressivement atténué, et la répartition devenant plus homogène pour l'une et l'autre des ailes vasculaires, la symétrie bilatérale se serait réalisée ; mais c'est précisément à cet état évolutif que le traumatisme surprend le niveau de la figure 92. Alors, les phénomènes d'accélération pathologique intervenant, la racine ne poursuit pas son évolution normalement : les différenciations s'arrêtent. Tout se passe comme si (*influence à distance*) la z. g. l. l. donnait activement un méristème incapable de se différencier en xylème ; 2 arcs de cercle, situés précisément où était la z. g. l. l. au moment de la piqure, constituent 2 zones de parenchyme indifférencié z_1 , z_2 . Plus tard, les différenciations reprennent : vaisseaux non accompagnés de leurs éléments de soutien habituels V_1 et V_2 ; puis, au delà de la zone restée parenchymateuse, xylème qui serait venu plus tard dans une évolution normale, à la même place, mais non en îlots. En conséquence, la coupe présente des « rayons médullaires » qu'une racine normale, à ce niveau et à cet âge, ne possède jamais. De même, la répartition homogène du phloème (fig. 94) a pour homologue une scission en îlots des éléments criblés, accompagnés de fibres également en îlots.

Une modification du même ordre réside dans la tendance manifestée par la z. g. l. l. et les éléments qu'elle fournit à s'établir circulairement au niveau du plan cotylédonnaire quand aucune radicelle ne s'y oppose. Or, la racine normale du Chou conserve longtemps un étalement en éventail de ses xylèmes superposés et ne donne que tardivement, et d'abord près du collet, l'anneau continu des éléments vasculaires.

La figure 93 est susceptible d'une interprétation identique. Simplement, la phase alterne Ba , moins proche de la radicelle, a un aspect plus normal. En outre, la racine avait atteint, au moment de la piqure, un état évolutif légèrement plus avancé qu'au niveau inférieur ; cela se traduit par un plus grand développement des fibres intervasculaires x_1s et surtout x_2s . La constitution normale des xylèmes super-

posés avait intéressé un plus grand nombre d'éléments, mais les réactions au traumatisme sont celles précédemment décrites. Or, dans les racines spécifiquement soumises à l'accélération basifuge, des phases ou parties de phases peuvent être supprimées dans la différenciation du xylème (vaisseaux alternes et intermédiaires en particulier). Une fois de plus, identifions dans leurs conséquences 2 accélérations d'origine différente : l'accélération pathologique amène une solution de continuité dans la différenciation des éléments superposés, vaisseaux et fibres.

Les coupes suivantes rencontrent les insertions de radicules particulièrement nombreuses, qui présentent les complications signalées dans les figures 87 et 91 : le *raccord direct* s'établit pour s'altérer rapidement et laisser place, physiologiquement, au *raccord indirect*. Les éléments détruits, dans la racine, sont toujours ceux qui, fonctionnels au moment où la radicelle s'est constituée, ont pris part au raccord primitif. Toutefois, une altération semble plus localisée et se remarque sur toutes les coupes ; on la décèle déjà (fig. 93), atteignant les vaisseaux alternes profonds et ceux qui les suivent *V_{xn}*, d'un seul côté du plan cotylédonnaire (au-dessus sur la figure). Jusqu'ici, rien ne justifie cette anomalie. Plus haut, le centre de la coupe change d'aspect : une rupture s'est produite au milieu de la bande diamétrale. La première fois qu'elle apparaît (fig. 95), la déchirure est parallèle aux phases alternes, du côté où étaient les vaisseaux nécrosés *V_{xn}*. Mais son emplacement est variable, ce qui me la fait considérer comme une dislocation mécanique ne correspondant guère à des éléments ontogéniquement déterminés. Elle se fait à la faveur d'altérations chimiques de la lignine des vaisseaux traversés par les substances nocives. Un parenchyme de comblement répare la lacune ; constitué de cellules allongées parallèlement les unes aux autres, dont les membranes sont minces et ondulées en coupe transversale, il est très récent au moment de la récolte.

La figure 96 représente une coupe faite à 2 mm au-dessus de la figure 93, exactement à 1 cm du collet. A ce niveau, la structure vasculaire était déjà avancée au moment de la

piqûre de l'Insecte ; le traumatisme y a pour effet de hâter la résorption des vaisseaux primitifs d'une part, de déclencher un étirement brutal du centre de la racine d'autre part. La rupture se produit aux dépens des éléments intermédiaires gauches des 2 convergents, de telle sorte que l'un est rattaché à une aile vasculaire superposée et l'autre à la seconde. On serait tenté d'expliquer la déchirure par la moindre résistance d'éléments non différenciés dans une évo-

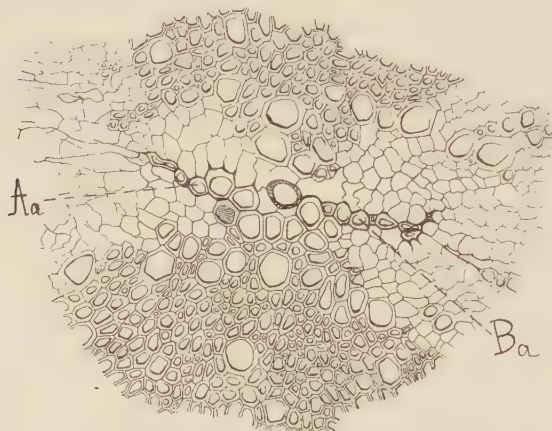


Fig. 95.

lution normale : dans des espèces accélérées, les vaisseaux alternes ne vont pas jusqu'au centre, et les éléments intermédiaires peuvent manquer. Tout se passe comme si la structure vasculaire normale réalisée avant le traumatisme avait comporté des éléments cellulotiques entre les derniers vaisseaux alternes et à la place des vaisseaux intermédiaires gauches de chaque convergent. La coupe immédiatement supérieure, dont le schéma agrandi (fig. 97) ne reproduit que le centre, semble corroborer cette opinion : on l'interprète facilement comme un niveau où les phases alternes ne se différenciant pas jusqu'au centre et la phase intermédiaire tout entière manquant, chaque vestige alterne Aa et Ba se trouve complètement isolé pour Aa, secondairement rattaché au xylème superposé tardif pour Ba. On expliquerait ainsi la direction variable de la rupture par la disposition et le nombre variable des éléments de faible résistance que cons-

tituent des cellules parenchymateuses au milieu du tissu lignifié. Aussi séduisante que soit cette interprétation, il faut y renoncer et n'attribuer qu'au hasard l'allure de la dissociation médiane. En effet, le Chou est une espèce peu accélérée qui possède dans toute sa racine tous les éléments des phases



Fig. 96.



Fig. 97.

primitives ; nous le vérifierons sur des coupes normales et dans l'échantillon parasité lui-même, au-delà du collet.

Pour l'ensemble de la racine, la figure 96 permet de suivre les influences à distance signalées précédemment. Le centre du cylindre central (la déchirure mise à part) est normal. Avant la piquûre, la différenciation de la 3^e phase se poursuivait typiquement, tant en vaisseaux qu'en sclérenchyme. Le traumatisme se produisant, la z. g. l. l. fonctionne irrégulièrement, d'où des arrêts dans la sclérification, qui font apparaître de larges rayons médullaires ; puis, le choc traumatique passé, la z. g. l. l. tend à fonctionner le plus normalement possible, d'où un aspect plus normal des régions périphériques du xylème. Toutefois, on remarque des retards dans la sclérification en profondeur (*a*, *b*, *c*), au-dessous du plan cotylédonnaire, retard déjà signalé aux niveaux infé-

rieurs. L'irrégularité est différente en *d* et surtout *e* : rien à ce niveau ne la justifie.

Notons enfin la naissance d'une radicelle pour laquelle le *raccord direct* n'est pas constitué, et de l'autre côté, la réalisation d'une z. g. l. l. circulairement fonctionnelle, qui ne se trouve jamais à ce niveau et à cet âge dans les échantillons



Fig. 98.

normaux. La section de la racine n'est plus circulaire; la structure vasculaire établie avant le traumatisme était suffisante pour lui conférer la section ovoïde normale que les formations ultérieures ont conservée.

2 mm au-dessus de la figure 96, à 0,8 cm du collet, la lacune centrale devient considérable (fig. 98), commençant à peine à se combler au moment de la récolte; les éléments *Ba*, réduits à 2 vaisseaux bien constitués précédés de traces lignifiées, sont séparés des ailes superposées par la lacune à droite, une cellule de parenchyme à gauche. Le xylème alterne *Aa* est rattaché par ses éléments profonds au xylème superposé. Bien que les variations dans l'emplacement de la déchirure suffisent à démontrer que ce ne sont pas des éléments ontogéniquement déterminés qui cèdent, j'ai donné (fig. 99) la

structure homologue de la racine normale. Les phases alternes, plus ou moins altérées par la naissance des radicules, n'offrent pas la moindre solution de continuité entre leurs vaisseaux et les vaisseaux superposés profonds. On comprend qu'une dissociation mécanique se produisant dans un tel xylème se fasse de façon imprévisible. Or, le centre de la racine normale donne fidèlement ce qu'était la même région de la racine parasitée au moment du traumatisme.

Mais la figure 98 mérite d'autres observations. Elle accuse une augmentation de l'irrégularité dans la sclérification. Au-dessous du plan cotylédonnaire, le xylème superposé a sensiblement l'aspect normal, bien qu'à sa périphérie



Fig. 99.

existent des « rayons médullaires » anormaux. Au-dessus du plan cotylédonnaire, au contraire, le manque de sclérifications noté antérieurement en *d* et *e* s'exagère. Or, radialement en face de *e*, on remarque dans le parenchyme cortical secondaire une cicatrice circulaire (*c*), constituée par une foule de petites cellules scléreuses entourées de grandes cellules intensément sclérifiées. Quelque chose s'est produit : des traces de sclérifications réactionnelles doublent, à 3 ou 4 assises de cellules en profondeur, l'assise subéreuse périphérique, à droite et à gauche de la cicatrice (*c*). De ce côté cependant, l'écorce secondaire présente un aspect normal. Sur les trois quarts de la coupe, désignés conventionnellement par un trait discontinu, le tissu extérieur aux fibres péri-cycliques (que désormais je figure par des hachures) est en désordre, siège de recloisonnements non orientés. Cette écorce anormale est particulièrement épaisse dans les secteurs correspondant au petit axe de la section, extérieurement aux faisceaux libéro-ligneux hâtivement différenciés dans ces secteurs, la z. g. l. l. réalisant prématurément un anneau continu.

La coupe 98 limite inférieurement la région de la racine sur laquelle on décèle des traces de piqûres qui paraissent peu importantes, entre des radicelles abondantes et épaisses. On approche de la cécidie ; or, j'ai signalé que très rares sont les échantillons (tel celui-ci) porteurs d'une galle unique. Le plus souvent, on trouve autour du collet plusieurs cécidies à des états évolutifs variables. On va constater que c'est tout à fait par hasard que la racine étudiée ne porte qu'une



Fig. 100.

excroissance gallaire. J'étudierai la racine de millimètre en millimètre jusqu'au collet.

La figure 100 (0,7 cm du collet) rencontre axialement une radicelle émise par le convergent A. Une large entaille dans son écorce correspond aux sclérifications localisées du niveau précédent. Elle est sclérifiée intensément sur ses bords internes et n'atteint que l'emplacement des fibres péricycliques. Radialement, en profondeur, le tissu de défense cloisonné et scléreux forme des trainées vertes qui occupent la place du

phloème, bien que les destructions directes soient superficielles, la z. g. l. l. est interrompue et s'incurve ; le xylème est réduit : aucune différenciation ne s'est réalisée en *e*, ultérieurement à l'origine de la galle. L'arrêt de vascularisation noté parallèlement en *d* sur les coupes précédentes apparaît encore, mais ne se justifie pas. On retrouve l'aspect anormal signalé pour les trois quarts de l'écorce et, à droite de l'échancrure jusqu'au plan alterne B, la zone subéreuse présente des membranes plus épaisses. Pour l'ensemble de la section, notons la rupture médiane, la constitution hâtive de faisceaux libéro-ligneux dans le plan cotylédonnaire de droite ; la naissance très accélérée de la radicelle A ne présentant aucune trace de « raccord direct », bien que coupée axialement : elle s'insère sur des îlots de vaisseaux secondaires à peine différenciés. La z. g. l. l. de cette radicelle fonctionne déjà loin de l'insertion : l'accélération pathologique s'est transmise de la racine à sa ramification et s'y traduit par un développement anormalement précoce des formations secondaires. Dès sa libération des tissus de la racine, la radicelle se ramifie à son tour sur sa droite (je conserve pour la radicelle l'orientation du convergent qui lui correspond). La coupe ne permet pas de préciser à quel stade de l'évolution se trouve la radicelle au moment où elle se ramifie, ni comment se fait l'insertion de la radicelle A'.

La figure 101, immédiatement au-dessus de la précédente, renseigne enfin sur la nature du traumatisme survenu en *e* : on reconnaît à sa forme et aux réactions de défense qu'elle suscite la déchirure produite par le rostre de l'Insecte. Il y a donc eu essai de ponte à ce niveau (s'il y a eu ponte effective, l'œuf a avorté, car, seule, la trace de la piqûre est décelable). J'ai essayé de dater ce traumatisme secondaire relativement à l'autre ; je pense qu'ils sont sensiblement simultanés. En effet, la lacune s'arrête brusquement, comme si l'Insecte enfonçait son rostre jusqu'au moment où celui-ci rencontre une résistance, en l'espèce le xylème superposé. Or, cet arrêt net se situe à la périphérie de la zone vert foncé qui correspond assez exactement à la partie vasculaire différenciée au moment du traumatisme principal. Les bords de la lacune

sont intensément sclérifiés, et le parenchyme avoisinant est formé de cellules étirées, désordonnées et recloisonnées, de telle sorte qu'elles forment des files radiales perpendiculaires aux lèvres, dès que le désordre est moindre. Deux diverticules correspondant à la plus grande largeur de l'échancrure du niveau précédent sont circonscrits par un ilot de fibres péri-cycliques qui, si elles n'étaient pas différenciées au moment

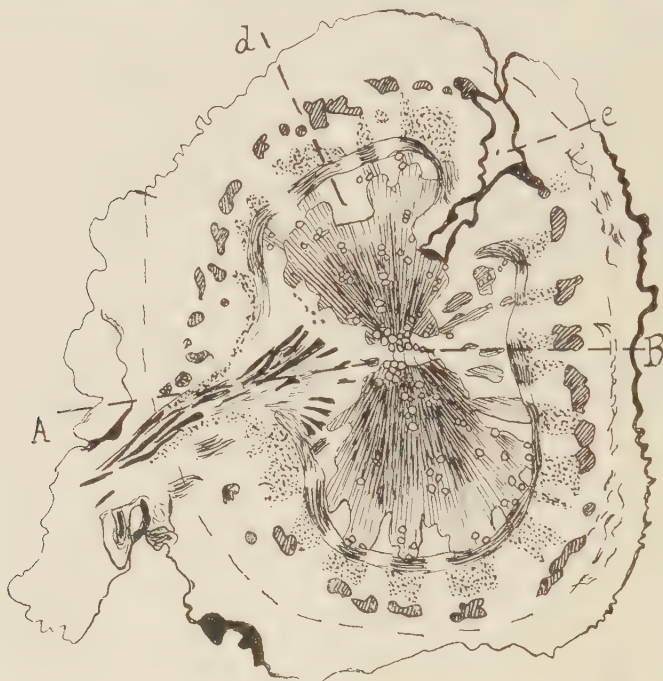


Fig. 101.

de la piqûre, ont pu le faire en un point devenu leur emplacement normal par suite de l'accélération de développement. La z. g. l. l. est coupée ; incurvée de part et d'autre de la lacune, elle semble fonctionnelle, quoique déformée.

Pour le reste de la coupe, on retrouve les faits notés plus bas : manque de différenciations en *d*, sans cause apparente — on pressent qu'elle sera analogue à celle que nous venons d'identifier ; — dissociation des éléments primitifs et résorption des premiers formés ; coupe longitudinale mais tangentielle de la radicule A ; différenciation hâtive des faisceaux libéro-

ligneux dans le plan du convergent B et mêmes bouleversements des tissus corticaux sur les trois quarts de la coupe avec sclérifications discontinues à droite. Enfin, au-dessous du plan cotylédonnaire, dans le xylème qui n'a pas reçu de perturbation secondaire, les différenciations sont plus homogènes, mais les vaisseaux externes se différencient de préférence aux plus profonds, sous l'influence de l'accélération pathologique ; d'où la persistance d'une zone semi-circulaire scléreuse et non vasculaire.

La coupe suivante (fig. 102) est à 0,5 cm du collet, au-dessus de la piqûre qui vient d'être étudiée, sauf à son maximum de profondeur. Ainsi connaît-on sa direction : l'Insecte a piqué obliquement dans la racine et de bas en haut. La figure 100 donne la communication extérieure et les réactions de la base du couloir de pénétration ; la figure 101 est à la limite supérieure de l'ouverture béante et la figure 102 montre les réactions du plafond de la piqûre à la périphérie, alors que des destructions directes intéressent encore le xylème superposé. Le tissu cicatriciel est constitué de cellules à parois minces, légèrement sclérifiées pour les plus voisines de la lacune, cellulósiques pour les autres. Elles sont étirées radialement, peu recloisonnées et en désordre. Des trainées collenchymateuses irrégulières témoignent de l'existence du tissu criblé et, vers l'extérieur, des fibres sont établies, déformées, altérées chimiquement, par groupe de 2 ou 3. La z. g. l. l. n'est pas rétablie au moment de la récolte ; aucun élément conducteur ne s'est différencié ultérieurement à la piqûre. On retrouve en *d* l'arrêt net du xylème, mais la zone indifférenciée s'étale en surface : non seulement le xylème manque, mais aussi le phloème, et la zone génératrice est presque interrompue : les fibres semblent intactes, mais au delà, des sclérifications apparaissent dans le parenchyme cortical secondaire. Remarquons enfin la différenciation exclusivement en sclérenchyme du xylème situé entre les 2 secteurs perturbés *d* et *e*, ainsi que l'épaisseur de la zone génératrice et l'abondance du phloème correspondant.

Les trois quarts de l'écorce sont recloisonnés en désordre et, localement, présentent des essais de sclérification qui s'orga-

nise particulièrement à droite, extérieurement aux faisceaux libéro-ligneux hâtivement constitués dans le plan cotylédonnaire B. En même temps, la section de la racine présente une légère concavité (*f*), bordée d'une assise subéreuse à parois très épaisses. J'ai signalé ce fait sur plusieurs coupes antérieures; il correspond à une fissuration longitudinale superficielle de la racine, due à un éclatement des tissus par suite

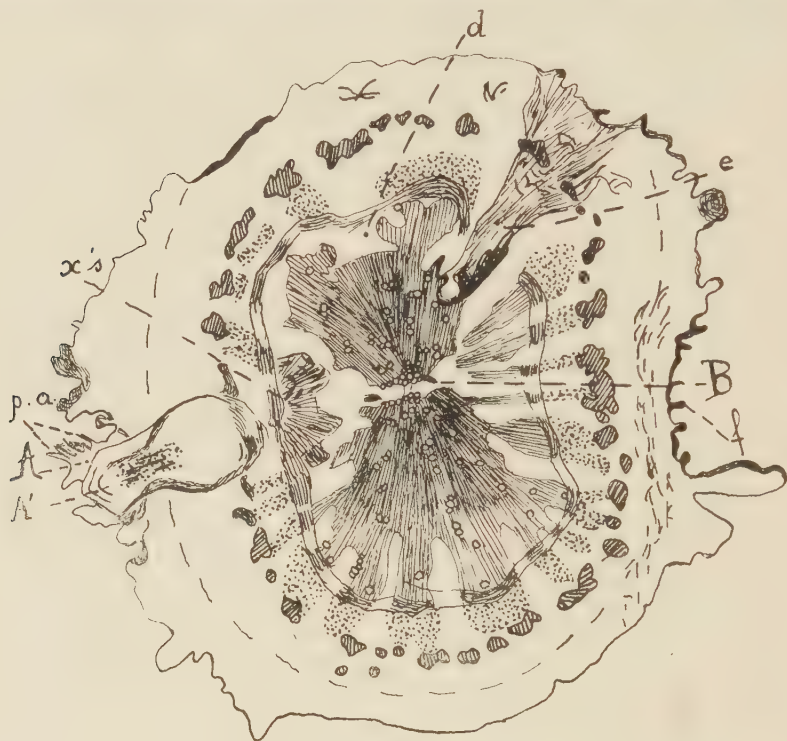


Fig. 102.

de l'hypertrophie gallaire des niveaux supérieurs. Cette fissure, visible à la loupe, va s'atténuant de la galle vers la racine pour s'éteindre à 1 cm environ du collet, et provoque des réactions protectrices dans les tissus sous-jacents, d'où des sclérifications discontinues en profondeur et une subérification intense de l'assise qui se trouve être, de ce fait, la plus externe. Au milieu des tissus corticaux hyperplasiés, une radicelle, très jeune au moment de la récolte, apparaît sans qu'il soit possible d'en étudier l'insertion. Dans le cy-

lindre central de la racine, des vaisseaux coupés obliquement figurent un *raccord indirect* se faisant sur des éléments de xylème superposé assez profonds. La z. g. l. l., contrairement à l'habitude, est continue, attestant que ce *raccord indirect* n'appartient pas à la jeune radicelle, bien trop jeune d'ailleurs pour être homologuée aux ramifications antérieurement rencontrées. Mon opinion est celle-ci : la radicelle émise par le convergent A est sectionnée tangentiellement au niveau des éléments superposés périphériques *x's* de son *raccord indirect* : radicelle des figures 100 et 101. Or cette radicelle émettait une ramification de deuxième ordre dès sa sortie des tissus de la racine-mère. Je suis persuadée que la radicelle coupée axialement au niveau de ses initiales et cependant déjà richement vascularisée, visible ici dans l'écorce, est au même titre une radicelle seconde : la radicelle A est au-dessous du plan de la coupe ; elle émet, vers le haut, une ramification d'abord parallèle à l'axe de la racine, qui se courbe perpendiculairement à cet axe. C'est dans la partie terminale de cette radicelle, alors qu'elle est tout entière incluse dans l'écorce de la racine-mère, qu'elle apparaît en coupe longitudinale axiale. Or, à ma connaissance, on n'a pas encore signalé la ramification d'une radicelle avant sa libération des tissus de la racine. N'ayant pu étudier ici l'insertion de la radicelle A', je ne puis démontrer péremptoirement que A' est une ramification de A. Mais un cas analogue (fig. 108) justifiera mon interprétation. Dès maintenant, remarquons la présence de poils absorbants (*pa*) sur la gauche de la radicelle A' ; ces poils ne peuvent évidemment pas appartenir à la racine principale, qui, depuis longtemps à ce niveau, a exfolié sa zone pilifère ; ils sont sur la radicelle A, ce qui vérifie mon opinion, à savoir que les tissus sous-jacents à la radicelle A' sont des tissus corticaux de la radicelle A. A' est donc une radicelle de deuxième ordre, émise par la radicelle A dès son insertion anormale et qui, elle-même très accélérée, présente des éléments spiralés au voisinage immédiat de ses initiales. Si cette radicelle A' a le désavantage de ne pas se prêter à l'étude du *raccord vasculaire*, elle présente à mon sens un intérêt fondamental : une radicelle A, possédant le *raccord indirect* seul et

par conséquent n'ayant pas la bande diamétrale verticale de ses éléments alternes au niveau de son insertion, s'est immédiatement ramifiée et *dans le plan vertical*, exactement comme si le convergent supérieur du raccord direct s'était formé. L'accélération y a supprimé les premières phases de l'évolution,



Fig. 103.

mais la radicelle garde, en puissance, les propriétés de ses éléments primitifs.

Notons l'allure nouvelle de la rupture médiane : les 2 phases alternes sont au contact et en continuité avec les éléments superposés d'une aile vasculaire ; la déchirure s'est faite aux dépens de vaisseaux superposés primaires.

La figure 103 (0,4 cm du collet) montre la même localisation de la rupture centrale, les mêmes désordres du parenchyme cortical avec sclérifications irrégulières, la même réaction protectrice sur la partie droite, témoin de la fissure. Mais, pour

la première fois, les différenciations sont raréfiées, sinon arrêtées à la périphérie du xylème superposé inférieur, au voisinage d'une z. g. l. l. qui paraît fonctionnelle. Les sclérifications corticales localisées mises à part, rien n'indique une perturbation. Les coupes ultérieures apprendront que la cécidie se forme sur cette face de la racine ; on note donc, à distance, une *action inhibitrice du traumatisme*.

D'autre part, la figure 103 révèle enfin la lésion qui était pressentie dans le secteur *d*. A distance, celle-ci, à l'égal de la cécidie, provoque un arrêt dans les différenciations, bien que son influence soit plus limitée. Pourtant, c'est encore une simple piqûre : essai de ponte ou ponte suivie de l'avortement de l'œuf. Le couloir s'arrête au xylème superposé différencié au moment de la piqûre et provoque les destructions directes et les réactions de défense déjà notées : zone génératrice interrompue, îlots de phloème détruits, sclérifications des bords. Le rostre s'est enfoncé obliquement et, à la périphérie, la coupe passe au-dessus de l'ouverture, où des fibres péricycliques ont pu se différencier peu avant la récolte. On trouve des traces de la piqûre inférieure (secteur *e*) : rares sclérifications aux angles des longues cellules du parenchyme de comblement, aucun élément conducteur, z. g. l. l. redressée mais non continue et, superficiellement, légère échancrure à bords sclérifiés. A gauche, la complexité du système radicellaire est telle que l'interprétation est difficile : un raccord indirect en profondeur et le début de la radicelle correspondante ; un lambeau de l'écorce de la racine-mère et, au delà, une portion longitudinale oblique d'une autre radicelle flanquée sur sa gauche d'un lambeau radicellaire identifié par un fragment longitudinal de son xylème. Tout cela est bien confus, conséquence d'une activation remarquable des ramifications, à ces niveaux doublement traumatisés. La figure très schématique 104 donne de la même radicelle A une coupe plus simple : elle est tangente au xylème superposé en profondeur (raccord indirect), puis à l'écorce interne. Elle montre une fois de plus l'apparition hâtive d'une radicelle seconde A', naissante et non vascularisée. Un autre intérêt de ce schéma partiel réside dans l'apparition d'une radicelle à raccord indirect se faisant

sur des éléments superposés profonds du convergent B. Ceci justifie la raréfaction des faisceaux libéro-ligneux de ce côté (fig. 103) et confirme la moindre accélération évolutive du convergent B. En effet, les radicelles tributaires du convergent A sont plus nombreuses, et leur insertion se fait sur des éléments plus périphériques, donc plus tardifs dans la différenciation centrifuge normale, du xylème superposé.

La figure 105 est située à 0,3 cm du collet. On y suit l'atté-

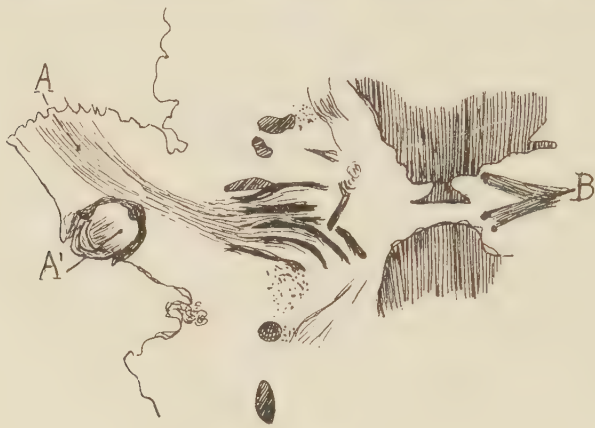


Fig. 104.

nuation de l'influence à distance des 2 piqûres. En *c*, les différenciations se poursuivent hâtivement sous l'effet du traumatisme principal comme ailleurs. La seule modification imputable à la proximité d'un traumatisme secondaire est la constitution d'un arc considérable de fibres péricycliques au-dessus du couloir de pénétration. En *d*, un large « rayon médullaire », parenchyme indifférencié au-dessus de la lacune, porte des traces de sclérifications de défense correspondant au « plafond » de la déchirure ; la *z. g. l. l.* est interrompue ; le xylème comporte surtout du sclérenchyme, peu de vaisseaux ; ceux-ci apparaissent près de la zone génératrice au moment de la recolte ; le méristème ligneux secondaire retrouvait donc ses possibilités de différenciation.

Cette figure précise la moindre accélération du convergent B par rapport au convergent A. L'un et l'autre émettent une radicelle que la coupe rencontre tangentielllement au

niveau de l'insertion. Or, les éléments alternes de B sont plus altérés que ceux de A par la proximité du raccord radicellaire ; en outre, les vaisseaux superposés qui assurent le *raccord indirect* de la racicelle B sont plus profonds, donc plus primitifs, que ceux qui alimentent la racicelle A. Cette moindre accélération du convergent B se traduit dans la

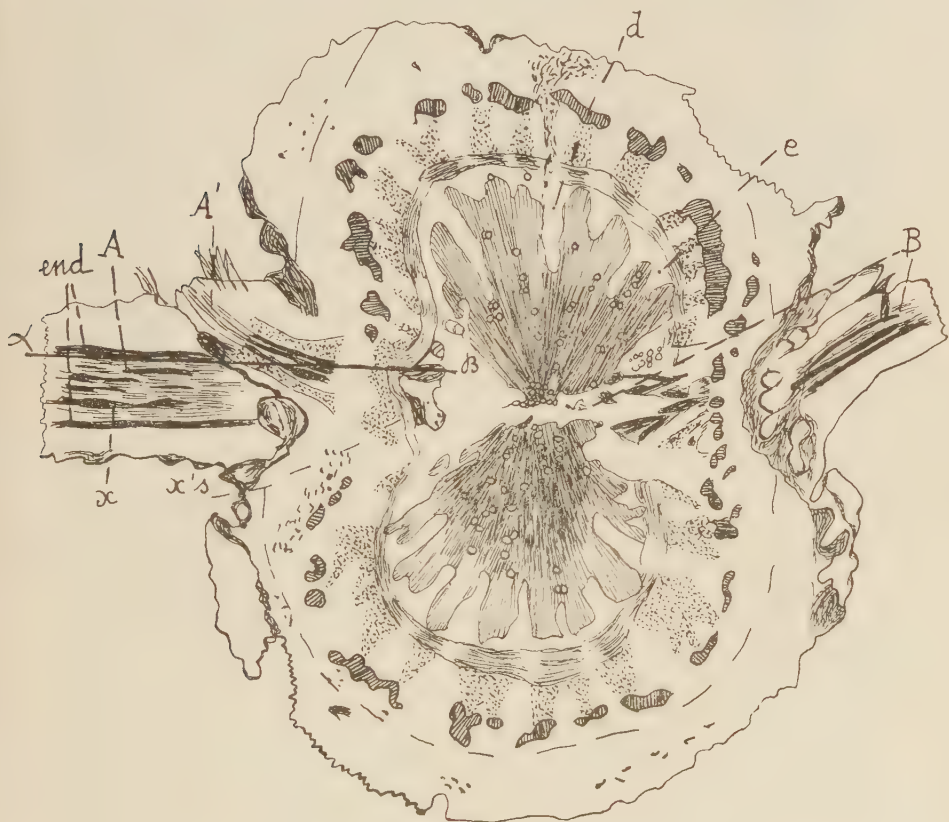


Fig. 105.

racicelle B par une moindre précocité à se ramifier : aucune racicelle de second ordre à aucun niveau, de ce côté.

Au contraire, la racicelle A, dont on a, extérieurement à la racine, une coupe longitudinale axiale, émet une racicelle de 2^e ordre A', située au-dessus d'elle, dans le parenchyme cortical de la racine. Étant données les orientations concordantes de l'insertion vasculaire x's, visible dans le cylindre central de la racine et des éléments conducteurs coupés longi-

tudinalement dans la radicelle A', on pourrait croire que le *raccord indirect* *x's* appartient à la ramification A', ce qui en ferait une radicelle de 1^{er} ordre. Cela est impossible. Les sections respectives des 2 radicelles attestent que A' est beaucoup plus récente que A : son cylindre central est moins large ; ses vaisseaux, proches les uns des autres, sont accompagnés de 2 bandes criblées continues. Pour A, les éléments de xylème *x* sont épars dans un parenchyme médullaire, et, si l'orientation de la coupe est telle qu'on ne rencontre pas de phloème, le cylindre central est limité par un endoderme sclérifié *end*. Or, la radicelle A' est à un niveau légèrement supérieur à celui de A, elle ne peut lui être ontogéniquement équivalente, puisqu'elle accuse un stade évolutif moins avancé. C'est une première raison d'en faire une radicelle de 2^e ordre. Une autre raison vient de l'étude de l'insertion : les éléments *x's* sont les éléments les plus externes de l'insertion anormale de la radicelle A ; ce qui l'atteste, c'est qu'au-dessus de ce *raccord*, la z. g. l. l. est continue, accompagnée d'un amas considérable de tubes criblés, qui sont la partie supérieure du « *raccord indirect* » et appartiennent autant à la radicelle qu'à la racine. Le *raccord indirect* affectant la forme d'un cône, la coupe cesse de rencontrer le cylindre central de la radicelle A, mais elle sectionne alors, dans sa partie moyenne, une radicelle A', née sur A dès son insertion, à l'intérieur de l'écorce de la racine, dans un plan inférieur à celui de la figure 105.

En définitive, grande est l'analogie en ce qui concerne les radicelles émises par le convergent A, entre les figures 102 et 105 : partie supérieure du *raccord indirect* d'une radicelle A située au-dessous du plan de la coupe et qui, très accélérée, émet une radicelle seconde dès sa base, à l'intérieur des tissus de la racine-mère ; l'état évolutif est plus avancé au niveau 105, situé plus haut dans la racine. J'ajoute enfin que, si A' était une radicelle première, tant dans la figure 102 que dans la figure 105, sa coupe longitudinale axiale aurait une conformation analogue à celle de la radicelle A des figures 101 et 100. Il faut donc admettre, sans avoir étudié le point crucial que constitue l'insertion vasculaire, que des radicelles

très accélérées dans leur évolution donnent naissance à des radicelles de 2^e ordre avant leur libération des tissus de la racine-mère. La figure 106 est le relevé en plan vertical d'une coupe $\alpha\beta$ de la figure 105 et propose une reconstitution des radicelles A et A'. La ligne ondulée d limite extérieurement la racine-mère et d' son cylindre central; la radicelle A' s'est formée près de l'insertion de A et la coupe $\alpha\beta$ passe au-dessus de cette insertion. Aucune coupe inférieure au niveau de $\alpha\beta$ ne peut d'ailleurs fournir un raccord vasculaire dont les éléments ne se distinguent des vaisseaux de la radicelle A que par une plus grande obliquité.



Fig. 106.

La figure 107 correspond à une fraction de coupe située à 0,15 cm du collet, peu au-dessus du niveau de la figure précédente (1). Déjà, le convergent A alimente une autre radicelle que nous allons étudier. Je ne signalerai, hors la radicelle, que l'existence d'une lésion f assez peu marquée par des réactions de défense, mais qui cependant a atteint le xylème superposé, latéralement. Quelques sclérifications éparses, extérieures aux fibres, l'indiquaient déjà sur la figure 105, correspondant au plancher de la lésion. La radicelle A présente un double intérêt : elle montre à quel point l'accélération évolutive qui lui est transmise peut provoquer sa ramification précoce et multiple, et elle permet de suivre l'atténuation progressive des phénomènes d'accélération, d'une part dans ses radicelles-filles, d'autre part dans sa propre structure. Son insertion précise la constitution du raccord anormal : au lieu d'une bande diamétrale de vaisseaux alternes, on retrouve le cône vasculaire à base très élargie de vaisseaux superposés et secondaires dont le centre est occupé par du parenchyme

(1) Les figures 107 et 108 ont subi le grossissement 33 et non 30 (*C. R. Acad. Sc. t. CCII* [60 et 61]).

médullaire anormal, parenchyme qui persiste d'autant plus loin de l'insertion que celle-ci se fait par des éléments plus tardifs dans l'évolution normale. Des coupes longitudinales plus ou moins axiales m'ont prouvé qu'un autre cône formé par les tissus de la zone génératrice, lui-même recouvert d'un cône de phloème, coiffe le cône vasculaire; en m'appuyant sur

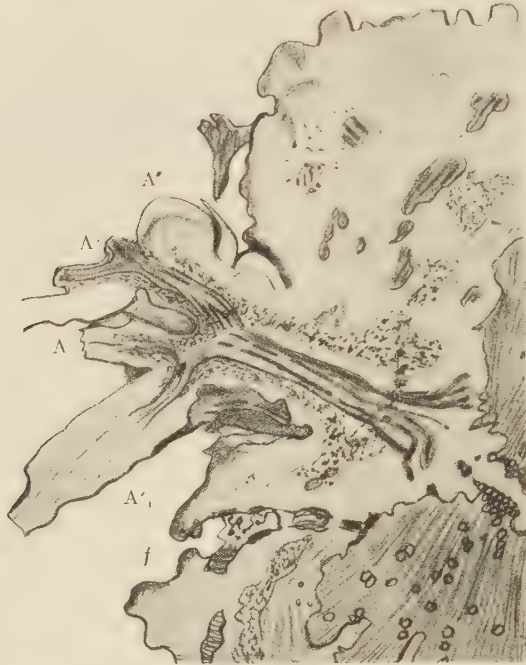


Fig. 107.

cette opinion, j'ai pu dire (fig. 105) que la z. g. l. l. et l'arc criblé considérable qui apparaissent au delà des éléments *x's* appartiennent autant à la radicelle A qu'à la racine-mère. Mais aucune coupe longitudinale n'avait encore montré comme celle-ci la réalité de ce cône de phloème. Ici, la section s'est faite de telle sorte qu'au-dessus des éléments superposés du *raccord indirect* un véritable pont de phloème relie l'une à l'autre les 2 bandes longitudinales criblées qui, seules, accompagnent le xylème sur les figures antérieures. Remarquons combien est intense le développement secondaire de ce phloème, dès la base de la radicelle. Ainsi se manifeste,

pour la ramification A, une accélération évolutive considérable ayant pour conséquence une prolifération inaccoutumée en radicelles de second ordre, elles-mêmes très accélérées, bien qu'exemptes de tout traumatisme.

En effet, la radicelle A se trouve déviée sur sa droite au point où elle donne naissance à une radicelle de 2^e ordre A', dont le raccord est nettement anormal : « raccord indirect » seul ; plus bas, elle émet, sur sa gauche, une radicelle A'₁, plus jeune que A', dont l'insertion est plus normale : peu de parenchyme médullaire, et, à un niveau inférieur très voisin de l'insertion, éléments alternes profonds différenciés. De même, la radicelle A' donne, sur sa gauche, une radicelle de 3^e ordre, naissante au moment de la récolte, coupée axialement au niveau de ses initiales et dont la vascularisation comporte 3 éléments *alternes*, spiralés, courts et médians : le raccord est normal. Le « vieillissement précoce » dû à la transmission d'une accélération de développement est donc considérable pour la radicelle A ; elle le confère, à un degré moindre, à sa 1^{re} ramification A', et d'une façon presque insensible, à sa 2^e ramification A'₁. Quant à la radicelle-fille A', elle se ramifie encore avec précocité, mais le fait normalement. *Dans les ramifications successives, l'influence à distance du traumatisme s'atténue assez vite*, conséquence du retour à la structure normale s'opérant dans la radicelle première A de l'insertion vers la pointe. En effet, la convergence accentuée au début, puis plus lente, des files longitudinales de vaisseaux, prouve que les éléments de xylème se différencient de plus en plus vers l'axe de la radicelle, entraînant rapidement d'abord, puis plus progressivement, la réduction du parenchyme médullaire anormal. Les éléments alternes, qui traduisent de façon apparente le retour à une structure vasculaire normale, sont différenciés aux niveaux où la coupe ne révèle plus de parenchyme médullaire. Alors, on peut affirmer que l'influence accélératrice est considérablement atténuée, ne se manifestant plus que par l'apparition hâtive des éléments de la 3^e phase. Or, la coupe montre la persistance du parenchyme médullaire anormal sur presque toute la longueur visible de la radicelle A (1,4 mm en grandeur naturelle). Pour

A', il apparaît sur 0,14 mm à partir de l'insertion, sur une longueur inappréciable pour A'₁. Il semble que la plante retrouve les vaisseaux de ses phases primitives plus rapidement dans les radicelles que dans les racines, autrement dit, que l'accélération pathologique s'atténue plus vite quand

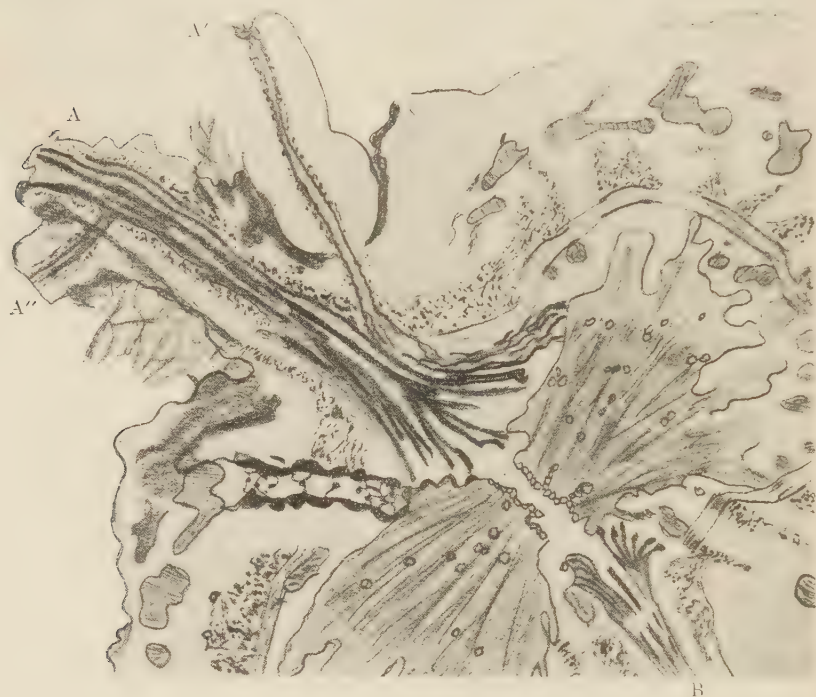


Fig. 108.

elle porte sur des éléments qui échappent normalement à l'accélération basifuge (1).

Ainsi, par le seul fait de sa naissance à un niveau de la racine anormalement très accélérée, la radicelle A, indemne de toute lésion, se comporte comme une racine traumatisée : *vieillesse précoce, ramifications hâtives et multiples, transmission de l'accélération évolutive à ses radicelles de second*

(1) Je rappelle que l'accélération basifuge normale provoque la non-différenciation des vaisseaux alternes profonds d'autant plus bas dans la racine que l'espèce lui est plus soumise, alors qu'elle n'atteint pas les éléments homologues dans les radicelles qui présentent toutes, à leur insertion, la bande diamétrale complète de leurs éléments alternes.

ordre quoique de façon atténuée ; enfin, *retour progressif mais rapide vers une structure normale*.

Ce sont encore les radicules qui justifient la figure fragmentaire 108, correspondant à une coupe située à 0,1 cm du collet. Simultanément, les convergents A et B ont donné naissance à une radicule pour laquelle le *raccord indirect* existe seul ; les différenciations vasculaires et criblées sont beaucoup plus abondantes pour A que pour B : toujours même avance évolutive et dans le même sens. Cette coupe prend un intérêt fondamental en justifiant les interprétations données antérieurement ; elle fournit ce qui manquait jusqu'alors : l'insertion d'une radicule de second ordre A' dans les tissus de la racine-mère, dès l'insertion vasculaire anormale de la radicule A. Or, cette radicule A présente une accélération évolutive telle que sa ramification A' ne possède que le « *raccord indirect* » : cône vasculaire extrêmement étalé dont le centre est parenchymateux. Mais très vite, le cylindre central de A' se rétrécit, sa vascularisation devient grêle, surtout comparée à celle de la radicule A'', pour qui le raccord est normal. A'' est cependant plus jeune que A' et échappe à l'influence accélératrice, témoin son insertion. Cette contradiction apparente s'explique par l'orientation différente des sections longitudinales : axiale suivant le plus grand étalement du xylème pour A'', elle est plus tangentielle et parallèle au petit axe des sections transversales, autrement dit, parallèle aux phases alternes restées indifférenciées pour A'. On ne peut plus douter : l'accélération pathologique transmise de l'organe traumatisé à ses radicules est telle que celles-ci se ramifient dès leur naissance, à l'intérieur même des tissus de la racine.

Signalons, sur la même figure, la trace de la lésion secondaire apparue au niveau précédent. Il s'agit encore d'un couloir de pénétration du rostre de l'Insecte, oblique de bas en haut, atteignant latéralement le xylème superposé qui l'arrête. Notons la même coupure des formations secondaires méristématiques et criblées, les réactions de défense plus intenses qu'au niveau précédent : sclérifications importantes bordant la lésion et, pour une mise au point insensiblement

modifiée, apparaissant dans l'axe de la déchirure sous forme d'un réseau irrégulier. Cette lésion a sans doute provoqué une plus grande accélération de la radicelle A.

La figure 109 (0,05 cm du collet) est si voisine de la précé-



Fig. 109.

dente qu'on y retrouve les mêmes radicelles : A, en coupe longitudinale, porte une ramification A' ; B, moins perpendiculaire à la racine-mère, est rencontrée obliquement au moment où elle sort des tissus corticaux. Notons une fois encore la formation de minuscules faisceaux libéro-ligneux dans le plan coty-

lédonnaire dès qu'une radicelle ne gêne pas leur établissement : tendance à l'anneau continu de xylème, bien que la zone génératrice soit profonde et incurvée. La dissociation médiane augmente d'amplitude en approchant de la galle (fig. 110). Le même parenchyme à éléments énormes et à membranes minces tend d'ailleurs à combler le vide. Les éléments des phases primitives sont cependant identifiables ; disloqués, petits, déformés, ils sont en voie de résorption

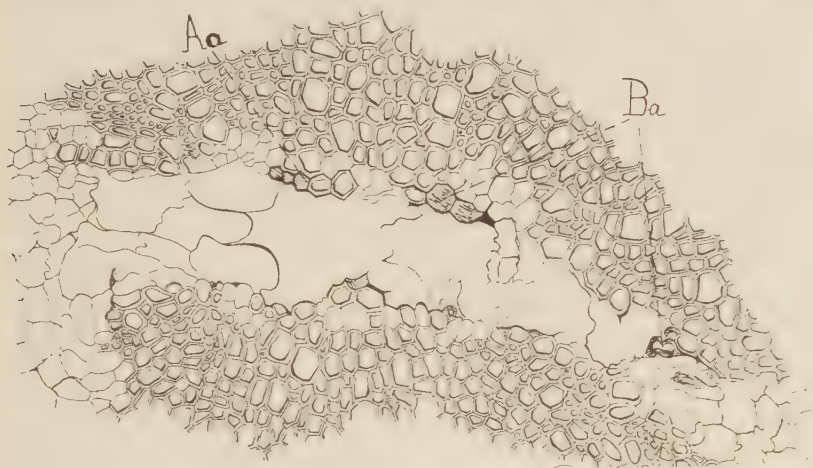


Fig. 110.

et aussitôt suivis par des vaisseaux superposés *secondaires* abondamment développés. Les 3 piqûres secondaires révélées par les coupes précédentes laissent peu de traces au niveau 109 : influence à distance *limitée*. Dans le secteur *e*, on pourrait rapporter l'échancrure corticale à la piqûre la plus inférieure, et, en profondeur, lui attribuer la non-différenciation des éléments du xylème superposé. En réalité, une autre piqûre plus importante s'est faite plus haut, sur la même génératrice de la racine. Semblable ouverture corticale marque la partie supérieure de la piqûre signalée dans le secteur *d* : il est possible que la non-différenciation des éléments secondaires ligneux ménageant 2 larges rayons médullaires lui soit due. Quant à la 3^e lésion apparue, à droite de la radicelle A, on la retrouve grâce à des sclérifications éparses.

Cette coupe révèle à coup sûr de quel côté se trouve l'ex-

pansion gallaire : toute la partie située au-dessous du plan cotylédonnaire est hypertrophiée. La différenciation du xylème superposé périphérique n'a pu suivre l'activation de fonctionnement de la z. g. l. l., d'où un arrêt, puis une reprise, dans la vascularisation. Le tissu cortical est en désordre ; formé de cellules recloisonnées et orientées en tous sens, déchiqueté et sans zone subéreuse sur les bords, il occupe une surface considérable (surtout dans l'angle Sud-Est) avec, çà et là, des sclérifications discontinues. Si les fibres inter-vasculaires sont déficientes, les fibres pérycylques augmentent en nombre ; la surface qu'elles occupent est considérable par le fait qu'elles sont entraînées par l'hyperplasie générale ; elles apparaissent couchées obliquement et tronçonnées : on sent, plutôt qu'on ne voit, un sens d'allongement commun à plusieurs éléments au milieu d'une tache verte, éléments de soutien dans un tissu en voie de recloisonnement. En même temps, dans l'autre moitié de la coupe, des îlots de fibres prennent un aspect nouveau ; il apparaît 2 catégories d'éléments : les uns à section arrondie, à membranes très épaisses, semblables à la majorité des fibres pérycylques, sont ceux que nous avons observés jusqu'ici ; les autres, toujours internes par rapport aux précédents, sont à section quadrangulaire (figurés par un quadrillage), à parois relativement minces, et feraient plutôt penser à des vaisseaux ; il arrive que ces fibres à lumière carrée forment un îlot séparé ; le plus souvent, elles constituent avec les autres un seul paquet, dont les 2 catégories d'éléments semblent diverger, les fibres rondes allant vers la périphérie de l'organe.

Avec la coupe suivante (fig. 111), nous sommes au collet. La section est considérable, base de la cécidie ; les désordres s'accroissent. Notons d'abord, dans la déchirure médiane, l'aspect relativement intact de la bande diamétrale des xylèmes alternes, justifiant l'affirmation antérieure de leur différenciation jusque dans l'hypocotyle, chez le Chou. Signalons l'amplitude de la lacune et son emplacement capricieux ; elle se comble toujours de la même façon. On retrouve, en section oblique et tangentielle, la radicule A, et son insertion anormale : c'est la première des radicules émises par la racine,

la dernière que nous rencontrerons. Dans la moitié supérieure de la figure, les 2 catégories de fibres apparaissent avec la répartition déjà notée ; des sclérifications superficielles marquent en *d* la trace d'une des piqûres ; l'échancrure se précise en *e*, limitée par des assises réactionnelles sclérifiées et surtout, entraînant radialement en face d'elle, la *non-différenciation des éléments ligneux*. Une nouvelle piqûre s'est produite de ce côté, mais, étant donnée l'hypertrophie de la région opposée, on doute que ce soit la piqûre principale. On limite assez aisément le xylème différencié avant les traumatismes grâce à une densité supérieure et à une plus complète lignification des éléments ; les vascularisations et sclérifications ultérieures ont été faibles en intensité et en étendue.

Pour la première fois, une dissymétrie cruciale oppose les 2 moitiés de la coupe, de part et d'autre du plan cotylédonaire. L'hypertrophie de la partie inférieure s'accroît, et les sclérifications de soutien paraissent plus éparses dans le parenchyme recloisonné en désordre (grande surface de dispersion). Des îlots sont encore étirés, couchés obliquement, indiquant l'allongement des fibres. Des éléments, cellules scléreuses plutôt que fibres, sont groupés par 2, 3, quelquefois 5 ou 6, parsemés dans le parenchyme à parois minces et cellulósiques, plus périphériques que les fibres proprement dites. Souvent, des files de cellules secondairement recloisonnées tangentiellement unissent une fibre profonde à un élément scléreux superficiel, comme s'il y avait une filiation de l'une à l'autre. C'est en fonction des fibres que s'organise la défense à la périphérie de l'organe : des files cellulaires secondaires s'irradient autour de 1 ou 2 éléments sclérenchymateux F, qui évoquent une araignée au centre de sa toile. Plus superficiellement encore, des cellules se sclérifient localement et irrégulièrement ; on voit des épaisissements lignifiés aux angles cellulaires des assises périphériques : protection et soutien.

Les éléments cribro-vasculaires confirment l'approche du niveau lésé. Si le xylème superposé profond est, à quelques indentations près, ce qu'il était au moment des piqûres, on constate un arrêt presque total des différenciations qui

auraient dû suivre immédiatement, arrêt qui est total dans le secteur désigné par *a*. Ailleurs, des faisceaux libéro-ligneux grêles, plus déficients en xylème qu'en phloème, sont déce-



Fig. 111.

lables, surtout au voisinage du plan cotylédonnaire. Dans l'axe vertical de la figure, une ébauche de sclérenchyme correspond à une langue mince et longue de phloème. La z. g. l. l. est sinueuse, ses cloisonnements raréfiés, les éléments méristématiques qui en résultent hyperplasiés ; mais elle est continue. De très rares vaisseaux se différencient contre sa face interne : au moment de la récolte, les différenciations sont effectives, et les premiers vaisseaux réapparus sont ceux qui normalement seraient les derniers pour le stade évolutif atteint ; le traumatisme a provoqué la non-différenciation des éléments intermédiaires : *action inhibitrice temporaire et à distance* (ne pas prendre ici l'expression « éléments intermédiaires » dans son sens ontogénique).

Ce niveau termine la 3^e zone biologique envisagée dans la racine et la racine elle-même. Cette zone mesure 1,5 cm ; très complexe, elle a nécessité une observation serrée et se caractérise par les faits suivants :

Au moment des piqûres, la structure primaire était complète, suivie du début des formations secondaires ;

Elle est doublement influencée : à distance par le traumatisme principal ; directement et localement, par des piqûres secondaires ; il en résulte des modifications générales ou locales dans la structure et une prolifération anormale en radicelles, elles-mêmes extrêmement accélérées ;

Le convergent A subit une accélération de développement supérieure à celle du convergent B, et ceci se traduit :

Par le nombre plus considérable de ses radicelles ;

Par leur état évolutif plus avancé, témoigné par leur insertion et leur puissance de ramification.

L'influence à distance du traumatisme principal entraîne dans cette région :

a. Des modifications cribro-vasculaires :



La différenciation d'éléments qui ne seraient venus que tardivement dans une évolution normale ; la conséquence la plus apparente de ce phénomène réside dans la formation de faisceaux libéro-ligneux de part et d'autre du plan cotylédonnaire, aux niveaux où ne se constitue aucune radicle, résultat de l'apparition hâtive d'une z. g. l. l. continue ;

Densité générale faible du xylème différencié après la piqûre : lignification peu intense et grande proportion des fibres par rapport aux vaisseaux ;

Arrêts complets dans les différenciations pendant un temps plus ou moins long, suivis d'une reprise de ces différenciations près de la z. g. l. l., d'où les plages de parenchyme indifférencié situées entre les xylèmes superposés profond et périphérique.

b. Des modifications dans les parenchymes :

Hypertrophie et recloisonnements sans ordre du parenchyme cortical sur les deux tiers de toutes les coupes d'abord, se localisant ensuite dans la moitié inférieure et droite, au fur et à mesure que l'on s'approche de la tige ; en conséquence, orientation anormale des fibres qui augmentent et se divisent en 2 catégories ; sclérifications éparses dans le parenchyme cellulosique anormal.

c. Des modifications mécaniques :

Formation d'une lacune médiane, diversement orientée et d'amplitude variable, par rupture, au milieu des éléments primitifs du xylème ;

Fissuration longitudinale et superficielle de la racine avec sclérifications de défense.

Les piqûres secondaires se font obliquement par rapport à l'axe de la racine : couloir de pénétration du rostre de l'insecte ; il y a eu ponte suivie d'avortement ou simplement essai de ponte. Ces piqûres entraînent :

Des destructions directes d'éléments : parenchyme, phloème, méristème secondaire et xylème récent. Elles entament peu le xylème superposé profond ;

Des non-différenciations à distance, au-dessous comme au-dessus du lieu de pénétration, d'où des secteurs restés parenchymateux qui font pressentir ou rappellent la blessure ;

Des sclérifications de défense autour de la déchirure.

Enfin, les nombreuses radicules émises à ces niveaux dou-blement accélérés ont multiplié les exemples de radicules à *raccord indirect seul* :

Elles ont montré jusqu'à quel point l'accélération de développement peut se transmettre de la radicule-mère à ses ramifications; accélération pathologique telle que les premières des *radicules de second ordre* étaient elles-mêmes à *raccord indirect* et, — limite extrême de l'accélération de développement — *se formaient à l'intérieur des tissus de la racine principale*.

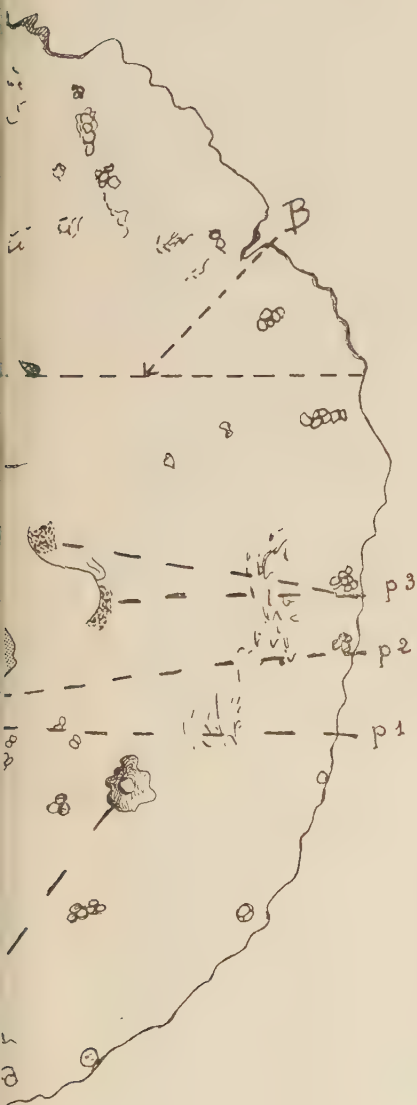
IV. — Base de l'hypocotyle. région de la zoocécidie.

La zoocécidie occupe 0,8 cm à la base de l'hypocotyle. Nous avons constaté que sa partie inférieure intéressait le collet mais ne débordait guère au-dessous. La déformation est sensiblement sphérique, d'où la section subcirculaire des coupes, dont un quart à peine de l'écorce a gardé un aspect normal. Comme pour la racine, l'exfoliation de l'écorce primaire est presque totale; un lambeau de parenchyme cortical avec épiderme et cuticule caractéristiques atteste cependant que la figure 112, située à 0,05 cm de la précédente, est dans l'hypocotyle. La section de l'organe s'est considérablement accrue.

Partie supérieure de la figure. — Opposée à la galle, elle est relativement peu influencée. Au xylème superposé *xs* différencié avant la piqure fait immédiatement suite un xylème moins lignifié qui assure la jonction des ailes vasculaires à gauche, dans le plan cotylédonnaire, et s'établit longtemps, donc loin du centre, vers le haut (négligeons momentanément l'échancrure secondaire *e*). Après, les lignifications sont très rares et irrégulières; en correspondance avec des faisceaux criblés riches en éléments différenciés, se trouvent des bandes d'éléments serrés dont quelques-uns sont sclérifiés, capricieusement répartis, nullement vasculaires. Cependant, sauf en face de *e*, la zone génératrice semble partout fonctionnelle. Remarquons combien la concordance est parfaite entre les échancrures périphériques du xylème bien lignifié et les



Fig. 112.



« rayons médullaires » qui séparent les faisceaux libéro-ligneux si déficients. Or, dans tout anneau ligneux secondaire compact, on reconnaît 2 catégories de sclérenchyme intervasculaire : l'un accompagne directement les vaisseaux, l'autre s'établit plus tardivement dans les rayons médullaires. L'influence inhibitrice due au traumatisme atteint d'abord le sclérenchyme des rayons médullaires, empêchant complètement sa lignification ; plus tard, et plus vite sur la droite que sur la gauche, les non-différenciations portent aussi sur la totalité des vaisseaux et la presque totalité du sclérenchyme qui les aurait accompagnés. Le traumatisme fait apparaître une différence fondamentale dans le comportement des méristèmes secondaires, criblé d'une part, vasculaire de l'autre.

La lacune médiane n'offre ici aucun intérêt nouveau.

Les fibres péricycliques sont très abondantes : ilots compacts d'éléments à sections arrondies ou quadrangulaires ; ceux-ci, toujours internes par rapport aux premiers, en paquets isolés ou accolés aux autres. On décèle en *e* et *f*, par 2 cicatrices d'intensité différente, 2 pénétrations du rostre du *Ceuthorrhynque*. En *f*, une cavité s'est produite, mais une défense vigoureuse, fibres péricycliques abondantes et sclérifications intenses, a limité étroitement les dégâts. En *e*, tissus cica-

triciels, absence des fibres et des tubes criblés, arrêt brutal de la z. g. l. l., *non-différenciation du xylème*, font pressentir une nouvelle pénétration profonde. Mais, là encore, s'il y a eu ponte, l'œuf a avorté ; il est maintenant manifeste que la galle est de l'autre côté du plan cotylédonnaire. Notons enfin une réaction subéreuse périphérique intense près des piqûres secondaires.

Partie inférieure de la figure. — On est frappé par la grande extension des tissus en désordre et la présence de 2 lacunes *chl*. l'une large, interne, l'autre petite, plus superficielle. L'excroissance gallaire est maxima ; les tissus sont recloisonnés et hyperplasiés bien au delà du secteur parasité. Même dans le plan cotylédonnaire, surtout à droite, une « région péri-cyclique » apparaît entre le phloème et les fibres, ce qui est anormal, et l'écorce secondaire y est très épaisse.

Le xylème, normalement constitué, est réduit à ce qu'il était avant la piqûre ; toute différenciation ultérieure a été inhibée en bas et à droite du faisceau, modifiée comme nous l'avons indiqué à gauche. De ce côté, la z. g. l. l. présente un arrêt brusque ; à droite, un tronçon de cambium uni à un îlot criblé très étendu réalise un faisceau libéro-ligneux dont la partie vasculaire manque. Si, par la pensée, on établit la z. g. l. l. symétriquement par rapport au plan cotylédonnaire, on constate que la grande cavité *chl* s'est faite à son emplacement, d'où la dispersion des tissus conducteurs. A gauche de la lacune, des groupes criblés sont identifiables, sensiblement à la place que leur assigne une reconstruction idéale de la coupe, sauf pour le groupe inférieur *p*, plus éloigné du centre. Par contre, à ce groupe *p* correspond un tronçon net de la z. g. l. l. et un minuscule îlot de sclérenchyme accompagnant 3 vaisseaux empilés radicalement. C'est donc un faisceau libéro-ligneux. Une observation plus minutieuse de la région révèle des zones, droites ou arquées, de cellules étroites où, malgré le manque d'orientation, on trouve un *empilement cellulaire perpendiculaire à l'allongement du tronçon* ; ce sont des témoins désorientés et épars de la z. g. l. l. En 2 points voisins, des pseudo-stèles apparaissent, *st* ; au niveau de la figure 112, elles ne sont pas étudiables : une tache verte indique

la présence d'éléments lignifiés mais rencontrés si obliquement qu'ils sont indistincts.

La figure 113 représente, empruntées à une coupe immédiatement supérieure, la pseudo-stèle de gauche et la moitié gauche de celle qui l'avoisine à droite. On voit combien les



Fig. 113.

tissus sont bouleversés, le parenchyme *pa* en particulier, constitué de cellules recloisonnées en tous sens qui semblent chevaucher les unes sur les autres. Peu d'éléments ont gardé un aspect normal : des tubes criblés p_1 , p_2 et des vaisseaux, 5 en x_1 , 6 en x_2 . Autour des vaisseaux, le parenchyme anormal est orienté de 2 manières : à droite de x_1 , un arrangement cellulaire où la membrane de la cellule initiale prédomine, apparaît comme concentrique aux vaisseaux ; à gauche, au contraire, si l'ensemble concourt à entourer circulairement les vaisseaux, les membranes épaisses et dominantes sont perpen-

diculaires et non plus parallèles au sens d'empilement des vaisseaux. De ce côté, des éléments criblés sont décelables : p'_1 , p'_2 . Enfin, entre les 2 pseudo-stèles, un étirement considérable des cellules accompagné d'un recloisonnement parallèle au sens de l'allongement confère au parenchyme un aspect très particulier qui, à un grossissement faible, se traduit dans les coupes par des traînées intensément colorées en rose par le carmin, où les tissus semblent plissés.

Comment interpréter ces observations ? Les îlots p_1 et p_2 sont les témoins du phloème différencié avant la piquûre, équivalents aux îlots criblés de la partie supérieure de la figure 112. Ils sont pauvres en éléments par suite de l'arrêt des différenciations consécutif au traumatisme. Le parenchyme réactionnel pa occupe la place du phloème qui aurait suivi par voie centripète dans une évolution normale. Au moment de la récolte, le choc traumatique est atténué : un appareil conducteur fragmentaire s'établit aussi normalement que possible. Des vaisseaux (x_1 , x_2) se différencient sensiblement à la place où *eux-mêmes* le feraient dans une évolution normale à ce moment. Pour x_1 , l'empilement radial demeure apparent. Extérieurement aux vaisseaux, la z. g. l. l., peu caractérisée sans doute, s'étend à droite et à gauche du xylème et semble devenir circulaire dans certains cas. La figure 113 précise la vraie valeur de cette zone génératrice signalée par divers auteurs — HOUARD, LÉGÉE — qui l'interprètent d'une manière, à mon avis, peu conforme à la réalité, bien que la figure donnée par LÉGÉE fournisse les mêmes renseignements que celle-ci : *c'est d'un seul côté, par rapport au xylème, qu'à la face externe de la zone génératrice se différencient des éléments de phloème* (p'_1 , p'_2). La concordance avec p_1 est indiscutable ; si p'_2 est latéral relativement à p_2 , c'est qu'à l'îlot de phloème primitif p_2 correspondent 2 groupes vasculaires (x_2 et x'_2 non figuré), visibles sur le schéma 112. Je n'attribue la *valeur de z. g. l. l.* à la zone plus ou moins circulaire des recloisonnements que *dans la portion où elle fournit des vaisseaux centrifuges et des tubes criblés centripètes*. Ailleurs, je l'assimile aux zones génératrices de défense qui fournissent un parenchyme indifférencié. Au

moment où la plante retrouve la faculté de réaliser des différenciations, de petits faisceaux libéro-ligneux (p'_1x_1 , p'_2x_2) se constituent. Or, dans toute tige ou racine de Dicotylédone, la z. g. l. l., d'abord fragmentaire, tend à s'établir circulairement ; des cloisonnements apparaissent à droite et à gauche des tronçons primitifs, amenant leur jonction. Même fait se produit ici. Par exemple, à gauche de x_1 (fig. 112), aucun faisceau libéro-ligneux n'est visible : quelque chose s'est opposé à leur établissement, donc à l'extension de la zone génératrice (proximité d'une lésion) ; celle-ci s'étendra alors en contournant le xylème, comme l'attestent (fig. 113) 3 éléments criblés très à gauche de p'_1 . De l'autre côté, il n'est pas sûr que le parenchyme étiré, recloisonné longitudinalement, à membranes collenchymateuses, ait conservé une activité vitale telle que les z. g. l. l. nées en face de x_1 et x_2 puissent s'y rejoindre. Rien, à ce niveau et à ce moment, ne permet d'avoir une opinion à ce sujet : là encore, il est possible que les zones génératrices contournent les vaisseaux, jusqu'à s'établir circulairement. Mais on voit combien est limitée, dans l'état actuel, la portion de zone recloisonnée méritant le nom de z. g. l. l. et pourquoi les tubes criblés sont, eux aussi, strictement localisés à la périphérie externe du faisceau renaissant. Si un aspect d'ensemble dû à la disposition concentrique des assises recloisonnées incite à donner à ces faisceaux conducteurs le nom de pseudo-stèles et a conduit des auteurs à homologuer leur zone génératrice circulaire à la z. g. l. l. d'une tige, je préfère leur attribuer la valeur de faisceaux libéro-ligneux, isolés secondairement et réduits à un nombre très limité d'éléments, cambium autant que tissus conducteurs (relation normale).

Revenons au schéma (fig. 112). J'ai signalé qu'à la gauche des faisceaux étudiés en détail se trouvent des massifs criblés déformés, que n'accompagnent ni cambium, ni vaisseaux. Cela indique la proximité du couloir de pénétration du rostre, dont témoignent les taches sclérifiées *cp*, *action inhibitrice* durable qui, une fois encore, atteint le xylème plus intensément que le phloème. Extérieurement à ce phloème, la « zone péryclicique » est considérable ; on peut suivre le cercle des

fibres de sclérenchyme jusqu'au faisceau libéro-ligneux p dont j'ai déjà parlé. Au delà, à droite, règne à première vue un désordre complet : cellules rondes, petites, serrées, chevauchant les unes sur les autres, localement peu sclérifiées, notamment à la périphérie de l'organe. Au milieu de ce tissu apparaissent les cavités *chl*, base de la chambre larvaire. La plus interne occupe, nous l'avons vu, la place normale de la z. g. l. l., que nous allons retrouver par tronçons. Immédiatement à droite de p , elle s'incurve, devient radiale, et près de la cavité, retourne, puis cesse d'exister. Ces changements de direction font que de petits faisceaux criblés sont anormalement situés les uns par rapport aux autres, se tournant le dos. Une observation superficielle conduirait à désigner comme pseudo-stèle le groupement d'apparence cribro-vasculaire situé entre la chambre larvaire et le faisceau p . Et cette fois, les vaisseaux seraient entre 2 îlots de phloème. Mais, si la z. g. l. l. est accompagnée d'éléments criblés centripètes sur sa face ontogéniquement externe en dépit des orientations ultérieures, aucun élément vasculaire n'est formé sur sa face interne : *influence à distance* inhibitrice du traumatisme. Les éléments sclérifiés trouvés là ne sont pas des vaisseaux, mais des cellules à membrane lignifiée, équivalentes à celles que je signalais çà et là dans le tissu hyperplasié, éléments de soutien du parenchyme cellulosique de la galle.

Essayons de suivre la z. g. l. l. au delà de cette boucle et de la rattacher au tronçon de l'autre côté de la chambre larvaire. Après un arrêt total des cloisonnements, un groupe criblé p_1 apparaît à l'extérieur d'une zone recloisonnée intensément, mais sans ordre. Près de lui, un autre groupe p_2 s'appuie au tissu particulier que j'ai décrit et dessiné (fig. 113) : cellules allongées, étirées, cloisonnées longitudinalement, d'aspect plissé, se colorant fortement par le carmin aluné. Je figurerai désormais ce tissu par une grisaille. On voit combien il s'étend à droite, au-dessus de la lacune. C'est certainement un tissu très vivant, où les cellules se multiplient activement, sans ordre *apparent* ; j'ai souligné d'un large pointillé la région où des files d'éléments perpendiculaires aux bords de la lacune

s'organisent au moment de la récolte. A l'extérieur de cette zone spéciale, on retrouve un témoin du tissu conducteur : 2 îlots criblés p_3 , externes par rapport à une ligne en S dessinée par des membranes collenchymateuses. La figure 112 ne fournit aucun autre renseignement sur les différenciations vasculaires qui se seraient réalisées en ces points ultérieurement à la récolte.

L'absence des sclérifications de défense autour des 2 cavités apparues peut paraître étonnante. En effet, les piqûres secondaires sur la racine, comme celles qui sont décelables à ce niveau en *e* et *f*, ont toujours donné lieu aux phénomènes connus : cloisonnements orientés et sclérifications ; à tel point que j'ai pu reconnaître, dans les réactions *cp*, une indication du couloir de ponte. L'absence de formations analogues autour de *chl* indique que la larve du Ceuthorrhynque quitte la *chambre ovigère* (cavité aux œufs de HOUARD), sitôt après son éclosion, émigre à travers les tissus de l'hôte et se creuse une *chambre larvaire* où elle poursuit son développement. HOUARD signale un semblable comportement de la larve de l'*Aulax hieracii*, dans la tige du *Hieracium umbellatum*, et la formation d'un tissu cicatriciel *longtemps cellulosique* autour de la chambre larvaire. Mais tout en appelant « chambre larvaire » la cavité qu'il étudie dans la galle de *Brassica oleracea*, il laisse ignorer la préexistence d'une « cavité aux œufs » et l'émigration de la jeune larve. Notons ici de grosses gouttelettes lipidiques sur la face interne de la grande cavité — dégénérescence grasseuse de cellules devenues nourricières. Quant aux parois des cavités, elles apparaissent énormes sur le schéma 112 ; mais cette épaisseur n'est pas dans un plan : à la base de la chambre larvaire, dans la partie où elle se rétrécit, on voit de face la limite interne de la cavité, pour l'une et l'autre digitation, dans toute l'épaisseur de la coupe. La limite interne correspond au plan inférieur, la limite externe au plan supérieur de coupe.

La figure 112 mérite donc les remarques suivantes :

Entre le traumatisme et la récolte, les différenciations vasculaires sont presque inexistantes : du côté opposé à la galle, des sclérifications

discontinues réalisent des faisceaux libéro-ligneux très grêles dont les faisceaux criblés sont normaux ;

Deux catégories de fibres péricycliques sont décelables ;

Il apparaît 2 traces de piqûres secondaires et, du côté de la galle, l'indication du couloir de ponte effective ;

Deux cavités, dont la plus grande se trouve à l'emplacement du méristème libéro-ligneux secondaire, sont les traces d'une chambre larvaire creusée par la jeune larve dans les tissus hyperplasiés ;

Une zone péricyclique considérable constitue une partie de l'excroissance gallaire ;

La z. g. l. l. est discontinue et désorientée. Cependant, on trouve, à la limite extérieure de l'anneau conducteur soit des îlots criblés seuls, soit de minuscules faisceaux libéro-ligneux qui s'établissent au moment de la récolte.

La figure de détail 114 est empruntée, comme l'était la figure 113, à une coupe immédiatement supérieure à celle de la figure 112. Elle précise les réactions de défense consécutives à la piqûre dont nous avons l'indication en *e* (fig. 112, sous l'ouverture). Celle-ci représente l'axe de la partie extérieure du couloir de ponte, et la figure 115 (coupe très voisine) atteste que l'animal a enfoncé son rostre obliquement, de bas en haut, se tenant sur la plante la tête en bas. Outre les réactions cicatricielles qui suivent tout traumatisme mécanique et bien qu'il n'y ait pas eu forcément ponte, le couloir est encombré par d'immenses cellules déformées, où se distinguent des gouttelettes lipidiques. C'est à leur niveau, d'un côté surtout, que les sclérifications de défense sont les plus intenses. Sauf en quelques points, la lésion est limitée par une épaisse bordure scléreuse, « lame ligno-subéreuse » (Tison), qui intéresse les membranes cellulaires parallèles au sens de pénétration du rostre ; souvent, l'assise devenue externe est seule à se sclérifier ; mais, vers la périphérie de l'organe, surtout à droite, la seconde assise de cellules est semblablement modifiée, bien que les membranes perpendiculaires aux lèvres soient restées minces, alors que les membranes parallèles se sont soudées intimement. Ulrich a montré qu'il était presque impossible de dissocier de telles cellules. Dans la partie profonde du sillon, la sclérification est moindre : les membranes sont d'un vert très clair.

tendant au jaune, puis, progressivement, s'empâtent considérablement et fixent le carmin. Derrière le rempart sclérifié, le tissu cicatriciel s'est organisé. Bien que ma figure soit rigoureusement exacte et non schématisée en vue de simpli-



Fig. 114.

fier et d'ordonner comme on le fait trop souvent, on reconnaît l'intense cloisonnement des cellules qui aboutit à la formation d'une zone cicatricielle : empilement de cellules étroites, irrégulières, sans méats intercellulaires, en files perpendiculaires aux lèvres de la lésion, et contenues dans une cellule

primordiale qui s'est allongée considérablement, mais dont on retrouve le contour. ULRICH a suivi, de jour en jour et dès le début, semblable recloisonnement cellulaire dans le mésocarpe des fruits blessés. Le processus est identique dans la racine et dans l'hypocotyle, mais ici les membranes restent cellulósiques, alors que toute la zone devient subéreuse dans les fruits. Les « modifications de la pectose » (ULRICH) semblent comparables; les membranes des « cellules-mères » sont épaissies un peu partout, et d'une façon particulièrement intense en certains points : au voisinage d'une fibre F, à droite ; en point analogue à gauche ; au fond du couloir de pénétration (*coll*) et dans le parenchyme anormal qui fait suite, où elles ont abouti à un gonflement tel que les membranes sont collenchymateuses, fortement colorées par le carmin. Il est judicieux de penser que cet épaississement des membranes a précédé la sclérification sur les bords mêmes de la lésion, immédiatement en arrière des cellules directement atteintes, nécrosées puis exfoliées, dont les éléments gonflés et dégénérés qui encombrent le couloir actuel peuvent être des témoins. Le gonflement pecto-cellulosique des membranes anormalement externes précédant leur sclérification expliquerait à la fois leur soudure intime et leur épaisseur actuelle qu'une lignification directe ne justifie pas. Cette hypothèse rend vraisemblable le passage progressif de membranes épaisses, peu sclérifiées, à des membranes épaisses cellulósiques, au fond du couloir ; les membranes épaissies mais sous-jacentes aux tissus proprement cicatriciels sont restées collenchymateuses. Collenchyme ou sclérenchyme ont la même signification biologique et se succèdent dans le temps et en fonction de leur distance aux tissus nécrosés. Dans d'autres couloirs de pénétration, les parties profondes désignées ici par *coll* présentent des taches vertes, témoins de sclérifications.

Pour situer la figure, je l'ai étendue latéralement jusqu'aux fibres péricycliques F, aux tubes criblés *p*, et, en profondeur, jusqu'au sclérenchyme intervasculaire *x*, qui montre l'arrêt brusque des différenciations. La z. g. l. l., tronçonnée, s'incurve vers l'intérieur comme si elle contournait la blessure,

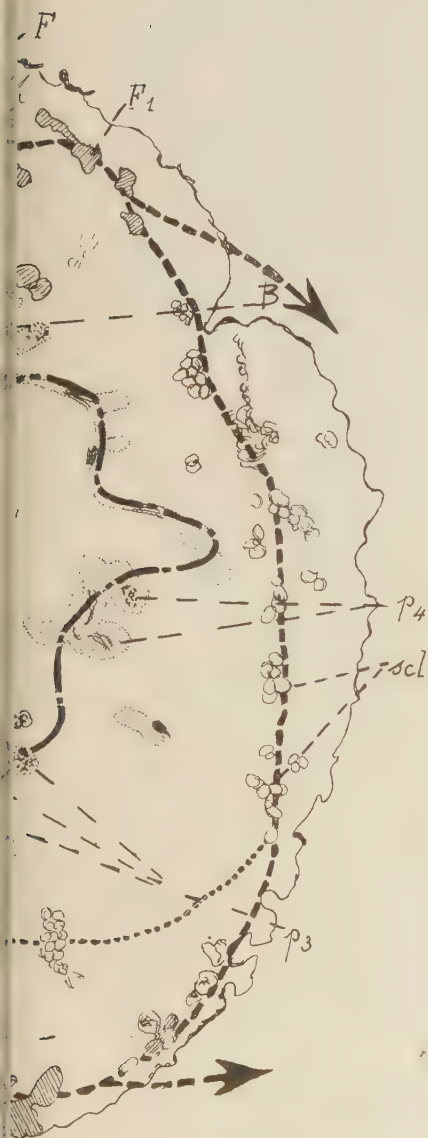
d'où la situation profonde des tubes criblés *p*, anormalement éloignés des fibres F, dont les plus externes sont en place. Remarquons enfin combien sont rares les recloisonnements du parenchyme qui sépare la blessure du xylème ; la réaction au traumatisme s'y est traduite par un allongement considérable des cellules.

La figure 115 correspond à une coupe située à 0,2 cm au-dessus du collet. La section est sensiblement ce qu'elle était au niveau précédent, mais révèle une immense chambre larvaire *chl* à l'emplacement normal des formations secondaires libéro-ligneuses.

Partie supérieure de la figure. — Elle est à peu près sans changement : mêmes faisceaux libéro-ligneux grêles et pauvres en éléments vasculaires, normaux en éléments criblés ; lacune médiane considérable. Les éléments alternes y sont disloqués et dispersés ; en outre, sur la gauche, une fente mince prolonge la cassure mécanique dans une des files radiales du xylème secondaire. Comme aux niveaux inférieurs, un parenchyme de comblement s'établit dans la partie médiane de la lacune : cellules énormes, irrégulières, à membranes très minces. Les fibres péricycliques en îlots, abondantes, présentent les 2 aspects notés. Bien que voisine de la précédente, la coupe ne porte que des traces négligeables de la lésion superficielle signalée en *f*. Celle-ci a été de faible importance et sans répercussions appréciables. Au contraire, la piqure produite en *e* laisse une cavité allongée, fermée, et présentant tous les caractères réactionnels connus : sclérification des bords et tissu recloisonné en arrière de la « lame ligno-subéreuse ». Vers l'extrémité distale, les files cellulaires sont orientées en fonction des fibres péricycliques voisines : la dernière des cellules empilées à partir de la lèvre sclérifiée est une fibre (à rapprocher de la disposition radiale prise par les files cellulaires autour d'un îlot scléreux, fig. 111). En profondeur, entre la trace de lésion et le xylème, on retrouve les cellules allongées, à peine recloisonnées, signalées figure 114. A ce niveau, le rostre de l'animal n'a pas heurté le xylème superposé ; il n'y a pas eu de *destructions directes* d'éléments vasculaires, et cependant on constate un arrêt dans leur différenciation.



Fig. 115.



Ainsi vérifie-t-on un résultat important obtenu antérieurement (p. 63) : dans une région suffisamment proche des tissus nécrosés, un traumatisme intense exerce une *action à distance inhibitrice des différenciations vasculaires* ; son *action à distance accélératrice* des mêmes différenciations n'apparaît que loin des tissus directement lésés. Le rostre s'arrête dans le méristème libéro-ligneux secondaire, entravant directement le fonctionnement de la zone génératrice, d'où sa disparition momentanée de part et d'autre de la cavité. Il en résulte une minceur relative de l'organe : le rayon passant par l'axe de la cavité *e* n'est que les $\frac{82}{100}$ du

rayon qui en est symétrique par rapport au plan intercotylédonnaire. L'hypertrophie des parenchymes ne commence donc qu'après la ponte ; l'acidité due à la nécrose des tissus détruits par la piquûre est insuffisante pour la provoquer ; pour qu'il y ait cécidie, il est obligatoire que le traumatisme mécanique soit suivi d'un traumatisme chimique : apport de substances nocives par l'Insecte au moment de la ponte, et plus certainement par le développement de l'œuf, puis de la larve. Notons enfin l'activité subéreuse périphérique entraînant des exfoliations locales.

Partie inférieure de la figure. — Très intéressante par ses tissus en

désordre, recloisonnés et hyperplasies, s'étendant bien au delà du secteur parasité.

Région péricyclique. — Au voisinage immédiat du plan cotylédonnaire s'établit une « zone péricyclique » anormale, déjà notée, qui est maxima dans l'angle sud-est. A la hauteur du plan cotylédonnaire surtout, la « zone péricyclique » semble due à l'arrêt des différenciations suivi de l'apparition, en profondeur, des éléments méristématiques et conducteurs secondaires, bien plus qu'à un déplacement des fibres. C'est aux dépens du parenchyme libérien, qui à l'époque du traumatisme accompagnait les premiers tubes criblés, que la zone péricyclique s'est constituée, tout entière formée de cellules rondes, orientées en tous sens, présentant parfois une cloison tangentielle axiale. Partant du plan cotylédonnaire gauche A, on suit peu l'arc de cercle dessiné par les fibres F ; très vite, on cesse de les trouver : des sclérifications éparses *cp*, dont la plus interne est la plus intense, indiquent qu'on se trouve au-dessous de la piqûre. Au delà, 3 îlots F sont constitués de fibres à peine déplacées (raison de symétrie) ; mais après, il faut aller sur le bord inférieur pour trouver des fibres F_1 , à section très oblique, qui sont équivalentes aux fibres F. A droite de ces îlots F_1 , quantité de cellules scléreuses, insuffisamment différenciées pour être assimilées à des fibres, méritent sans doute une interprétation analogue : ce serait, au moment de la récolte, le début d'un appareil de soutien à la périphérie de la galle, en suppléance des fibres exfoliées avec l'écorce ; leur ensemble dessine un arc assez régulier qui aboutit, au niveau du plan cotylédonnaire B, à des îlots de fibres F_1 qui, à ce niveau, sont nettement homologues aux fibres F, mais déplacées vers l'extérieur. Ainsi se circonscrit la région topographique généralement appelée cylindre central de l'hypocotyle, au niveau de la galle.

Formations libéro-ligneuses. — Le xylème normal est encore plus réduit que sur la figure 112 et pourtant, aucune destruction directe de vaisseaux n'a pu se produire ici : il y a eu non-différenciation du xylème, sclérenchyme et vaisseaux, ultérieurement au traumatisme, par influence à distance inhibitrice. Cependant, au moment de la récolte, des portions

de la z. g. l. l. sont fonctionnelles ; des différenciations se réalisent peu au-dessous du plan cotylédonnaire, à gauche, avec les modalités connues ; au-dessus de ce plan, à droite, d'une façon très fragmentaire. La position anormalement profonde de la zone génératrice atteste un temps d'arrêt assez long dans l'édification de l'appareil conducteur, alors que, au-dessus du plan cotylédonnaire, dans le même temps, le « méristème ligneux » était abondant, bien que les différenciations y fussent rares.

Pour toute la partie inférieure, on reconnaît 3 éléments vasculaires x et 3 seulement. Et cependant, s'il est difficile d'appeler z. g. l. l. les divers tronçons qui accompagnent les éléments criblés, il n'en est pas moins vrai qu'ils sont les témoins de cette zone, fragmentée et déformée par l'établissement de la chambre larvaire. Des tissus mal définis (grisaille conventionnelle) forment des traînées irrégulières intensément colorées par le carmin aluné et contournant la chambre larvaire, parallèlement à ses bords. Nous allons les étudier (de gauche à droite), désignant par p avec indice les îlots de phloème qui vont successivement nous guider. Dans le secteur de la piqûre (sclérifications cp), une masse p_1 de cellules à membranes épaissies, disposées en tous sens, est coiffée extérieurement de tubes criblés nets : phloème relativement peu déplacé, qu'aucun cloisonnement orienté, qu'aucune trace de xylème n'accompagne. A sa droite, on perd toute indication ; mais, entre la région de la piqûre et la chambre larvaire, une zone sinueuse est, à son extrémité gauche, riche en éléments criblés d'aspect normal p_2 . Puis font suite, en profondeur, d'autres îlots aussi caractérisés, sur la face interne desquels un sens d'allongement des cellules apparaît : des cloisons encore peu nombreuses sont parallèles entre elles et très minces. En même temps, la zone se recourbe et se dirige parallèlement au bord gauche de la cavité voisine. Alors, 2 vaisseaux x sont décelables, justifiant par leur position la valeur de z. g. l. l. accordée à la grisaille : en opposition à l'allure collenchymateuse du parenchyme libérien et grâce à la minceur de ses rares membranes de recloisonnements, cette zone est relativement claire dans les coupes. Ainsi, entre 2 points

lésés (plancher de la chambre ovigère et chambre larvaire), sans pouvoir morphologiquement caractériser la z. g. l. l., on est autorisé à appeler *faisceaux libéro-ligneux* les formations px comprenant chacune un ilot criblé et un vaisseau. Ils correspondent d'ailleurs aux 2 pseudo-stèles st des figures 112 et 113 et pour cette raison, je les donne à nouveau

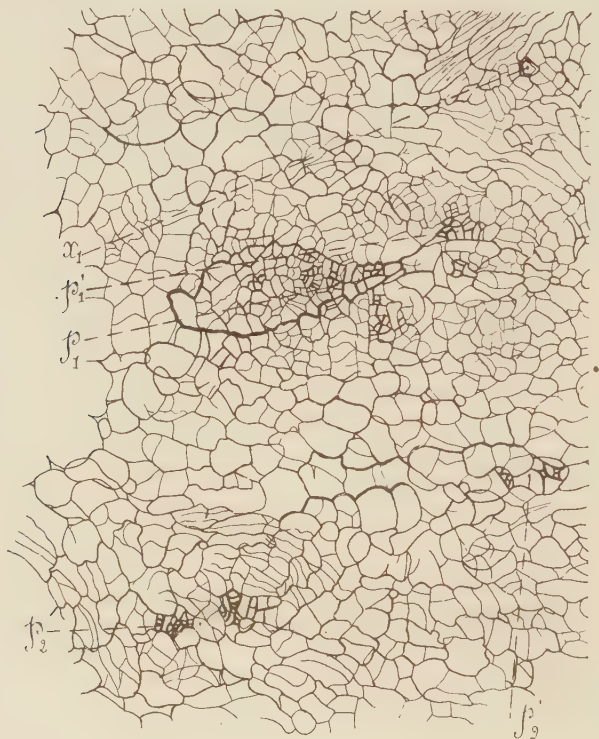


Fig. 116.

(fig. 116). Le tissu criblé est caractéristique, bien que ses membranes soient un peu plus épaisses qu'à l'ordinaire ; on reconnaît en p_1 et p_2 du phloème différencié avant le traumatisme ; en p_1' et p_2' , du phloème récent, qui apparaît au milieu d'un parenchyme réactionnel. Si les groupes p_1 et p_1' sont presque en continuité, il en est autrement de p_2 et p_2' ; au-dessus de p_2 dans la figure (à l'intérieur de p_2 en réalité), des cloisonnements orientés font penser à une zone génératrice ; puis, toujours à l'intérieur, mais tournant vers la droite,

des cellules anormalement agrandies, empilées, recloisonnées transversalement, aboutissent à p'_2 . Une filiation s'établit ainsi entre les éléments p_2 et p'_2 : aux éléments p_2 succèdent, dans le temps et en direction centripète, un méristème libérien pour lequel les différenciations n'ont pas été possibles, puis des éléments hyperplasiés et recloisonnés dont les derniers se différencient enfin en phloème, au moment de la récolte. J'étends alors au phloème, de façon irréfutable, le résultat acquis pour le xylème : *influence à distance, temporaire, inhibitrice des différenciations*. Notons combien peut être différent le comportement de 2 îlots criblés voisins, en réponse à une même perturbation, et combien il est difficile de caractériser une z. g. l. l. entre l'unique vaisseau x_1 et les derniers tubes criblés formés p_1 (elle est pourtant nette, fig. 113, où nous avons 5 vaisseaux).

Parallèlement à une échancrure aiguë du bord gauche de la chambre larvaire, la zone que j'étudie décrit une anse le long de laquelle les éléments criblés eux-mêmes sont méconnaissables. Très obliques (fig. 115), leurs membranes sont épaisses et collenchymateuses. Le tissu qui les accompagne est plissé, étiré, intensément coloré par le carmin. Dans la concavité de l'anse, aux points les plus éloignés de la lacune, la z. g. l. l. est indubitablement fonctionnelle au moment de la récolte ; des différenciations actuelles en témoignent : 2 minuscules îlots de tubes criblés et un vaisseau, faisceau libéro-ligneux correspondant au faisceau p , plus complet, de la figure 112. Sur la droite de l'anse, le tissu étiré et plissé, sans caractère différentiel, atteint, après un arrêt, d'autres groupes criblés p_3 , sensiblement dans l'axe de la chambre larvaire, au-dessus de la digitation qu'elle émet vers la périphérie ; phloème collenchymateux, écrasé, apparaissant au milieu du tissu plissé, recloisonné parallèlement au sens de son allongement ; quelques tubes criblés récents, coupés transversalement, sont rares. Un arrêt de nouveau, puis une autre formation comparable en p_4 , avec des éléments disposés si obliquement qu'ils font une tache rose où l'on ne distingue rien : membranes tantôt épaisses, tantôt très minces, chevauchant les unes sur les autres sans ordre apparent. Seul, ce

groupe ne permettrait aucune interprétation. Enfin, à droite de la chambre larvaire s'étend une zone sinueuse, étroite et continue, depuis la droite de μ_4 jusqu'au plan cotylédonnaire B. Elle présente, d'un bout à l'autre, l'aspect que donnent en coupe longitudinale des tubes criblés qui ont terminé leur vie fonctionnelle, acquérant avec le parenchyme libérien qui les accompagne des membranes épaisses et irrégulières. Sporadiquement, on y décèle 2 ou 3 éléments coupés transversalement, qui sont alors des tubes criblés typiques. En définitive, il s'agit du phloème différencié avant le traumatisme, dont les éléments malléables, puisque cellulósiques, ont été entraînés par l'hypertrophie gallaire et se sont étirés, se couchant presque horizontalement à la base de la cécidie : on les rencontre ici presque longitudinalement ; leur obliquité s'atténue de la périphérie vers le centre de l'hypocotyle, et le raccord se fait progressivement avec le phloème profond ultérieur au traumatisme. Sur sa face interne, rien ne rappelle l'organisation d'une z. g. l. l., sauf en un point, proche des bords de la chambre larvaire (indiqué par un quadrillage). Aucune trace de vascularisation n'existe dans toute cette partie droite de la galle.

En résumé, sans appeler z. g. l. l. la zone discontinue et grisailée, je suis amenée à conclure qu'elle lui correspond topographiquement ; en effet, un dépouillement minutieux des tissus révèle des tubes criblés sur sa face externe ; de très rares vaisseaux (3) sur sa face interne ; et, sur la zone elle-même, quelques cloisonnements orientés.

Couloir de pont. Chambre larvaire. — Les indications fournies par les sclérifications *cp* sur la profondeur et la forme du couloir de pont sont encore vagues ; la tache scléreuse interne présage la proximité de la cavité ovigère : aucune piqûre secondaire n'a comporté un étalement tangentiel aussi important de la cicatrice. Quant à la chambre larvaire, elle est considérablement plus grande qu'au niveau précédent, et ses bords sont toujours dépourvus de sclérifications de défense. Peut-être est-ce faute du rempart « ligno-subéreux » que le tissu de réaction n'est pas organisé ? Ce sont partout des cellules arrondies aux 2 bouts, allongées ou isodiamétriques,

peu recloisonnées. Quoique parallèles aux bords de la chambre en général, les rares cloisons se forment à des niveaux si variables qu'elles ne donnent pas l'impression de zone génératrice. En un point, cependant, particulièrement proche de la zone des tubes criblés étirés, j'ai déjà signalé (quadrillage) une organisation typique de zone génératrice : longues files de cellules étroites à parois transversales minces et rapprochées, files perpendiculaires aux bords de la lésion. Comment concevoir qu'en ce point précis, et là seulement, le tissu réactionnel ait pu s'organiser sinon en lui reconnaissant une faculté spéciale de cloisonnements orientés par le fait qu'il coïncide avec les tissus de la z. g. l. l. ? Telle est une nouvelle raison d'assimiler la zone précédemment étudiée avec une z. g. l. l., à l'état potentiel tout au moins.

La figure 115, à mon sens, offre un intérêt fondamental : suffisamment perturbée pour être intéressante, elle ne l'est pas trop pour permettre une interprétation rationnelle des modifications qu'elle présente. Elle montre à quel point la dispersion des tissus les plus essentiels et les plus constants de l'organe est strictement fonction des 2 causes de troubles : la piqûre et la chambre larvaire. De cette subordination des tissus de la galle aux lésions résulte un parallélisme frappant, dans la topographie actuelle, entre les bords de la chambre larvaire, la zone potentiellement génératrice (trait discontinu) et l'arc des fibres péricycliques (ligne pointillée). On note une raréfaction, sinon un manque total des éléments spécialisés dans le secteur correspondant à la piqûre ; puis, entre la piqûre et la chambre larvaire, partie moins perturbée, le méristème secondaire recommence à fonctionner (*px*) pendant que les fibres F sont sensiblement à leur place. Au delà, sur la droite, la zone précisée par le trait discontinu contourne indiscutablement la chambre larvaire, mais les fibres le font d'une manière moins apparente : une partie d'entre elles a été exfoliée avec l'écorce (d'où les 2 flèches), et une suppléance s'établit dans la zone péricyclique anormale, aux dépens de cellules hyperplasiées qui sclérifient leur membrane.

La figure 117 (0,3 cm du collet) donne le maximum d'extension de la chambre larvaire, rencontre la cavité aux œufs à sa base et précise ce que fut le couloir de ponte.

Partie supérieure de la figure. — Pas de modification appréciable : au xylème superposé établi avant le traumatisme font

suite des faisceaux libéro-ligneux plus riches en éléments lignifiés et comportant des vaisseaux, sauf vers le plan coty-



Fig. 117.

lédonnaire (plus près du secteur lésé), au-dessous de ce plan à gauche, de part et d'autre à droite, où la même déficience

en éléments vasculaires persiste. Or, le *traumatisme mécanique* (piqûre) s'est produit sur la gauche du plan intercotylédonnaire, alors que le *traumatisme chimique* (développement de l'œuf et surtout de la larve), s'est fait sentir sur la droite de ce plan. Le premier est localisé plus étroitement et plus bref ; le second est permanent, intéresse une plus grande surface et, je l'ai montré, détermine l'hyperthrophie gallaire. On voit ici à quel point *l'influence à distance, inhibitrice des différenciations*, est plus intensément conférée par la perturbation d'origine chimique. Au centre, la lacune est inchangée : phases alternes disloquées, en continuité avec les ailes vasculaires superposées ; fente allongée à gauche, aux dépens d'une file de xylème superposé. Les fibres péricycliques sont abondantes, affectant toujours 2 types morphologiques. On retrouve (*e*) le plafond sclérifié de la lésion étudiée ; au-dessus d'elle, notons l'arrêt brusque des différenciations vasculaires, — *influence inhi-*



bitrice à distance, — le sectionnement de la z. g. l. l., qui n'a pas encore pu s'établir dans le parenchyme réactionnel constitué de cellules allongées radialement et peu recloisonnées. Signalons, en ce point, une zone péricyclique de même origine que celle de la zoocécidie. Plus près du plan cotylédonnaire B, une nouvelle trace de piquûre apparaît en g : sclérifications accompagnées, comme toujours, d'une réaction subéreuse intense à la périphérie de l'organe. L'influence de cette lésion, dont on ignore ici l'ampleur, s'est juxtaposée à celle du parasite ; si le large rayon médullaire ménagé radialement en face de g, la légère incurvation de la z. g. l. l., la pauvreté du phloème correspondant sont indiscutablement imputables à l'influence à distance inhibitrice de la lésion, il est difficile de dire que la fragmentation extrême du xylème superposé près du plan cotylédonnaire B est uniquement due à l'établissement de la chambre larvaire. Les deux causes se sont ajoutées.

Partie inférieure de la figure. — On note aussitôt l'apparition d'une cavité ovigère que la coupe précédente faisait pressentir et l'aspect « vide » du parenchyme qui entoure la chambre larvaire.

Région péricyclique. — Elle est ici très mal délimitée ; une exfoliation considérable fait que les fibres déportées par l'hypertrophie centrifuge générale ont disparu. Depuis les sclérifications cicatricielles *cp*, en bas et à gauche, jusqu'au plan cotylédonnaire B, l'assise externe ne se distingue en rien de celles qui la suivent ; sans résistance spéciale, elle est déchiquetée. A ce niveau très perturbé, les différenciations dans le parenchyme de la galle sont raréfiées, et les réactions de défense ne sont nettement organisées qu'en des points précis. Dans le plan cotylédonnaire A (au raccord des parties normale et anormale, peut-on dire), des fibres de sclérenchyme particulièrement abondantes commandent vers l'intérieur, aux files secondaires parenchymateuses qui constituent la « zone péricyclique » et dont l'empilement régulier et l'aspect de zone génératrice contrastent puissamment avec le désordre général des parenchymes. Les fibres semblent en même temps s'allonger tangentiellement ; de longues cellules étroites à membranes cellulosiques épaisses relient le petit îlot ter-

minal au plus grand. Il apparaît ici, localement, ce qui est normal dans le mésocarpe de certains fruits : des files cellulaires orientées en divergeant autour des sclérites. Ailleurs, les fibres péricycliques différenciées avant le traumatisme sont très rares : 3 groupes F dans le secteur de la piqure,

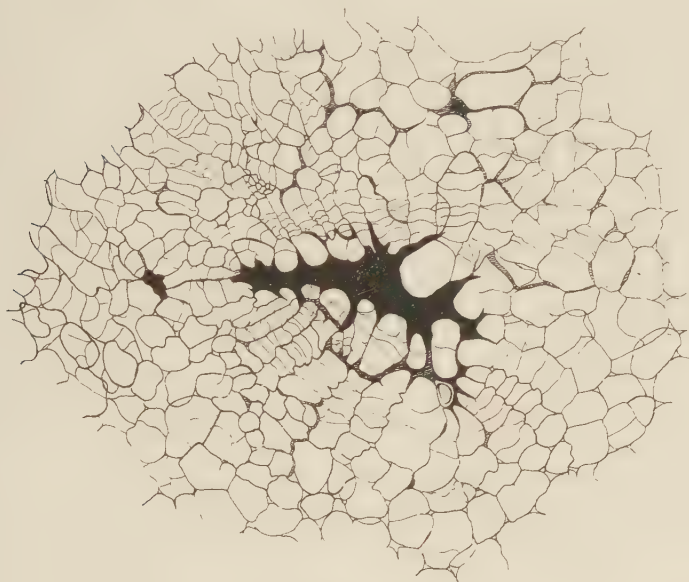


Fig. 118.

2 groupes F à droite de la chambre larvaire, c'est tout. Mais chacun de ces 5 groupes se présente avec un caractère particulier qu'il m'a paru intéressant de préciser (fig. 118). Les fibres sont méconnaissables ; elles forment un amas vert d'éléments écrasés n'ayant aucunement gardé leur forme cellulaire. La prolifération des cellules vivantes qui les entouraient et le déplacement centrifuge général ont été tels que, malgré leur lignification, ces éléments morts, formant point de résistance, ont été compressés ; puis, leur membrane se désorganisant, la lignine libérée s'amasse au centre de l'îlot scléreux primitif, laissant à sa place un vide. Alors, un parenchyme de remplacement a été élaboré par les cellules bordantes qui se sont activement cloisonnées parallèlement au sens

d'allongement de la lacune, d'où les files cellulaires perpendiculaires à l'amas de lignine, en concordance avec chaque feston périphérique. La surface occupée par les fibres avant le traumatisme correspond à la surface du parenchyme organisé ; une tache verte, à l'extrémité gauche de la tache principale, en est témoin. A gauche et en bas, au contraire, une fibre intacte est coupée transversalement ; on est en droit de se demander si sa différenciation n'est pas postérieure au traumatisme. Ça et là, et le plus souvent en direction parallèle à l'allongement de la lacune, des membranes épaissies, collenchymateuses (figurées par un noir moins intense), accusent une altération des membranes au moment de la destruction des fibres. Limitant la figure, on reconnaît le parenchyme hyperplasié, recloisonné sans ordre, qui constitue la galle. Dans l'axe de la cécidie, on ne retrouve (fig. 117) aucune trace de l'appareil de soutien péricyclique ; l'exfoliation a été trop profonde. Ici encore, des cellules éparses *sel* ont faiblement sclérifié leurs membranes : elles prennent peu le vert d'iode et présentent des ponctuations roses ; ce sont des éléments de soutien disséminés dans le parenchyme gallaire, en suppléance des fibres exfoliées. Si l'on définit cylindre central de l'hypocotyle toute la partie normalement circonscrite par les « fibres péricycliques », on voit que, depuis le point correspondant à la pénétration du rostre (*cp*) jusqu'aux sclérifications *sel*, l'assise externe de l'organe appartient au cylindre central.

Formations libéro-ligneuses. — Elles sont considérablement plus faibles qu'au niveau inférieur. Si le xylème superposé antérieur au traumatisme est équivalent, les différenciations ultérieures sont très réduites. Il serait impossible de retrouver la z. g. l. l. sans l'étude précédente : en effet, des vaisseaux, des cloisonnements caractéristiques, de minuscules îlots criblés en seront de rares témoins. Désignons-les hâtivement (jalonnant la zone cambiale soulignée d'un trait discontinu) de la gauche vers la droite. Aucune trace à l'extérieur de la chambre ovigère *ch.o* ; au delà, des tubes criblés *p₁*, les plus externes différenciés avant le traumatisme, les plus profonds de différenciation actuelle, d'où un point de rebroussement

dans la z. g. l. l. Entre les lacunes, des faisceaux très incomplets : 1 vaisseau x et quelques cloisonnements, 1 îlot criblé puis 1 autre, p_2 . La zone contourne ensuite la chambre larvaire, attestée par quelques éléments de phloème, puis par un massif important p_3 de 3 îlots criblés distincts, ayant à leur face interne des cloisonnements orientés (les cellules hyperplasiées, sclérifiées aux angles, intérieures aux cloisonnements, ne sont pas des vaisseaux). Plus loin de la chambre larvaire, à droite, la grisaille conventionnelle réapparaît : après un des îlots de sclérenchyme F déjà noté, on voit un faisceau criblé très net, puis un faisceau libéro-ligneux dont la partie vasculaire est constituée de 2 files convergentes d'éléments couchés longitudinalement, à ornementation rayée, et situés au milieu de la zone des recloisonnements : faisant varier la mise au point, on suit obliquement dans l'épaisseur de la coupe 2 séries d'éléments verts qui semblent traverser la z. g. l. l. de l'intérieur vers l'extérieur et de haut en bas. Au delà, une zone de cloisonnements peu orientés et un autre faisceau libéro-ligneux tout à fait comparable au précédent, mais où les divisions cellulaires entre vaisseaux et tubes criblés sont mieux organisées en zone génératrice. Plus au centre, plus près de la cavité larvaire, on n'a de la zone cambiale que des indications vagues ; seules nos connaissances permettent leur interprétation.

Ainsi, grâce à des témoins rares mais cependant certains, j'ai pu, une fois encore, localiser la z. g. l. l. suivant une ligne qui contourne la chambre larvaire, réunissant entre eux des tronçons épars, indiquée par un trait discontinu pour en faciliter la lecture.

Couloir de ponte. Cavité ovigère. Chambre larvaire. — J'ai désigné par *cp*, depuis leur apparition, des sclérifications que je considère comme les réactions scléreuses du plancher du couloir de ponte. Ceci demande une précision. Si les cellules cicatricielles sont en relation évidente avec la pénétration du rostre, je n'ai jamais voulu dire qu'elles étaient les témoins directs de cette pénétration. Nous verrons que le couloir de ponte est orienté obliquement de haut en bas, bien au-dessus de la chambre ovigère, alors que j'ai signalé les premières

traces *cp* bien au-dessous d'elle. Ces traces correspondent à des fissurations internes de l'hypocotyle, des éclatements localisés des tissus, *au-dessous de la piquûre*. Elles sont d'autant plus marquées (fig. 117) qu'elles sont dans la région devenue celle des fibres péricycliques déplacées qui ont servi de points de résistance, quoiqu'elles-mêmes déformées et écrasées.

Pour la première fois, la chambre ovigère apparaît sous la forme d'une cavité. Elle présente tous les caractères signalés antérieurement au sujet des piquûres : sclérifications intenses de ses bords et, derrière ce rempart protecteur, organisation du tissu réactionnel en files de cellules perpendiculaires à la ligne des éléments sclérifiés. Comme pour la chambre larvaire (fig. 112), l'épaisseur considérable des bords de la lacune correspond à l'obliquité des parois de la cavité, visibles dans toute l'épaisseur de la coupe, la lumière diminuant vite pour être nulle au niveau, très proche, de la figure 115. L'emplacement de la cavité atteste qu'il n'y a eu aucune *destruction directe* d'éléments vasculaires (fig. 117), mais seulement arrêt des différenciations par *influence à distance inhibitrice*. A la partie interne du bord droit de la cavité *cho*, les réactions de défense sont moins intenses ; en même temps, dans le parenchyme hyperplasié, entre les 2 vides, des membranes présentent des taches vertes qui, malgré leur dispersion, jalonent une ligne assez précise : sclérifications dues à l'émigration de la jeune larve de la chambre ovigère vers ce qui va devenir, du fait de sa présence, la chambre larvaire. La figure 117 est au-dessous du lieu de passage, d'où la rareté des sclérifications.

Cette même figure fournit la section maxima de la chambre larvaire, toujours limitée par un parenchyme aussi peu caractérisé. La figure 119 est une étude détaillée de ce tissu et se situe sur la lèvre gauche de la chambre, entre le bord et les îlots *p*₂. On voit à quel point le désordre règne dans l'orientation, le nombre et l'emplacement des éléments, tous cellulotiques ; des cellules limitantes, telles que *a*, ont une membrane légèrement épaissie ; d'autres, type *b*, présentent des plissements de la paroi, comme s'il y avait eu retrait ; le plus souvent, type *c*, un bourrelet rose formé par des membranes de

cellules altérées est accolé aux cellules devenues bordières. Dans le tissu recloisonné, certaines membranes dominant

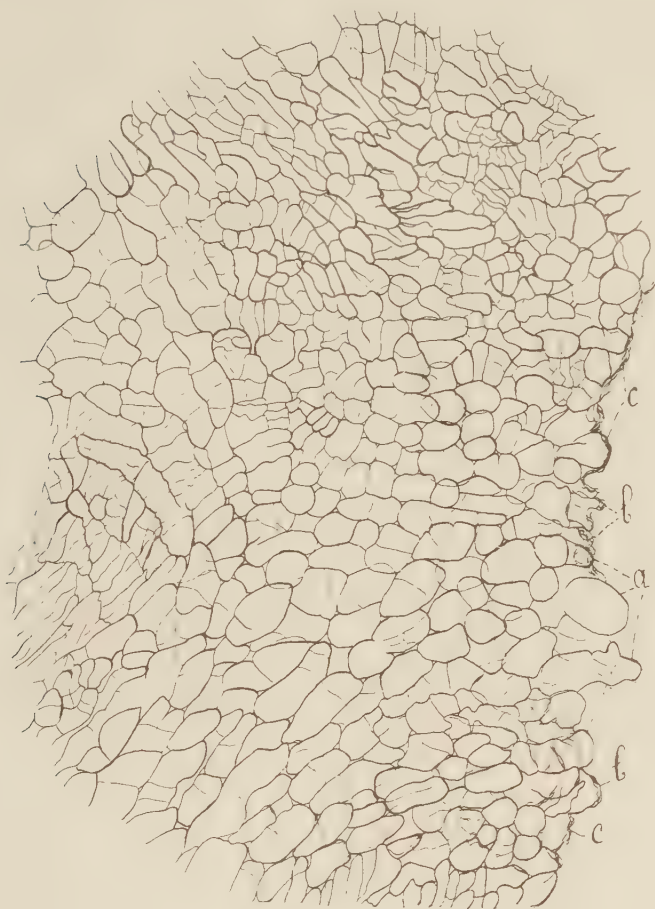


Fig. 119.

par leur teinte plus rose : ce sont les membranes primitives qui s'opposent aux autres, moins par leur épaisseur actuelle que par la minceur de leurs recloisnements. Cela fait ressortir localement un sens d'allongement sur la gauche : il est sud-ouest pour la partie inférieure, nord-ouest pour la partie supérieure ; entre les deux, des empilements cellulaires réguliers font penser à une amorce de zone génératrice, mais elle comporterait des éléments étrangers à ses cloisnements.

En résumé, la figure 119 ne révèle aucune réaction défensive du tissu vis-à-vis du parasite : hyperplasie des cellules sans orientation définie, recloisonnements en nombre limité et sans direction constante, tels sont les caractères de tout le parenchyme indifférencié de la galle, conséquence de la piqûre suivie de ponte, nullement de l'établissement, par la jeune larve, d'une cavité larvaire qu'elle creuse progressivement dans le tissu hypertrophié. Tout se passe comme si, à ce niveau, la larve creusait encore sa chambre larvaire ; l'absence de réactions défensives habituelles serait due à la proximité de la lésion et de la récolte. En effet, supposant qu'à ce stade de développement toute influence chimique ait cessé, le traumatisme mécanique serait plus que suffisant pour justifier la formation de la « lame ligno-subéreuse » et de la zone génératrice, qui, en général, s'établit en arrière.

Pour vérifier cette opinion, j'ai fait des coupes dans des cécidies comparables, sur des échantillons âgés de six mois ; la larve est souvent encore dans sa chambre larvaire, et celle-ci a atteint des dimensions considérables (3 fois supérieures, linéairement, à celles de la chambre actuellement étudiée) ; le tissu qui sépare la cavité de l'extérieur est très réduit, la galle ayant sensiblement gardé le même calibre. Ainsi, l'expansion gallaire est bien provoquée par la piqûre, la ponte et le développement de la jeune larve, puisqu'elle est maxima quand le Chou est âgé de 6 à 8 semaines, et garde ce volume jusqu'à la sortie de la larve — mars, avril. Celle-ci est toujours orientée de la même façon : la partie céphalique engagée dans un diverticule étroit de la chambre larvaire, proche de l'extérieur (révélé par la figure 112). De nombreux échantillons portent une cécidie de la grosseur d'une noisette : alors, on trouve 2, 3, parfois 4 larves distinctes, habitant chacune une chambre larvaire creusée dans le tissu hypertrophié, et on distingue souvent, à l'extérieur, le domaine de chaque parasite. Quoi qu'il en soit, dans ces Choux âgés de six mois, la larve est à l'état de vie ralentie, attendant la nymphose (je n'ai pas vu à quel stade l'insecte quitte son hôte, et les auteurs ne sont pas d'accord sur ce point). Mais la défense a eu le temps de s'organiser sur les bords de la chambre

larvaire (fig. 120). La couche limitante est ici encore la « lame ligno-subéreuse » de Tison, réalisée par des cellules hyperplasiées à membrane externe épaisse et sclérifiée *scl* ; débordant dans la cavité, des résidus cellulaires, teintés en vert par le vert d'iode, résultent de premières sclérifications de défense établies sur des éléments en voie de nécrose ; des cellules arrondies, réfringentes, *g*, sont des éléments du tissu nourricier décrit par HOUARD. En arrière, une véritable zone génératrice subéro-phello-dermique fournit vers l'extérieur une couche de liège mort *l₁* (5 à 7 assises de cellules en général), présentant tous les caractères histo-chimiques et morphologiques de ce tissu,



Fig. 120.

en particulier le plissement typique des membranes radiales ; puis vient une zone de liège vivant *l₂*, de 1, 2, rarement 3 assises de cellules, ainsi que cela se produit normalement ; enfin, un tissu sous-jacent peu épais mérite le nom de phelloderme que lui attribue ULRICH ; il se perd assez vite dans un parenchyme hyperplasié, peu recloisonné, *pa*, qui est le tissu déjà remanié de la figure 119, dans lequel de très nombreux grains d'amidon sont accumulés. Il faut donc attribuer à la précocité de la récolte le manque de réactions défensives autour de la chambre larvaire dans la figure 119 ; la figure 120 prouve que le tissu hyperplasié et déjà recloisonné secondai-

rement demeure apte à organiser une défense intensive. La formation d'une zone génératrice subéro-phellodermique type autour de la chambre larvaire constitue un fait très intéressant, montrant la vitalité d'un tissu déjà anormal : le liège y est pour ainsi dire d'origine « tertiaire ».

En résumé, on trouve (fig. 117) des témoins épars, déformés et rares de l'anneau discontinu normal des fibres scléreuses ; les traces de formations secondaires, méristématiques et libéro-ligneuses, y sont, elles aussi, extrêmement réduites. La désorganisation et la rareté des différenciations atteignent à ce niveau une amplitude maxima. Pour la première fois, la chambre ovigère apparaît sous forme de cavité ; le chemin de migration de la larve est indiqué par des sclérifications ; la cavité larvaire est considérable, sans réaction défensive sur ses bords. J'ajoute un renseignement complémentaire, fourni par un lambeau de parenchyme cortical primaire adhérent à la coupe, près du plan cotylédonnaire A, limité par l'épiderme normal et sa cuticule : on est frappé, à l'observation directe, par la taille des cellules du parenchyme initial, recloisonné ou non, s'opposant à celle des cellules corticales secondairement formées ; des sclérifications séparent les 2 tissus.

Les 4 coupes qui ont suivi celle de la figure 117 se sont séparées en morceaux sous la pression du rasoir : à leur niveau s'est effectué le passage de la larve de la cavité ovigère à la chambre larvaire : une trop grande différence de résistance mécanique résulte du voisinage immédiat de la partie lignifiée et de 2 grandes cavités communiquant entre elles. Aucune coupe ne permet d'étudier le couloir d'émigration ; l'indication la plus précise en est donnée par la figure 121, située immédiatement au-dessus du niveau de passage et qui indique sa direction par les sclérifications du plafond du couloir. Les 2 chambres sont très voisines : 0,2 mm entre leurs bords ; la larve s'est peu déplacée. La figure est orientée conformément à sa position dans les schémas ; le xylème superposé est au delà de sa limite supérieure, la chambre ovigère à gauche, la chambre larvaire à droite. Même sans orientation, il eût été facile de reconnaître la nature des cavités aux différences de comportement des tissus de leurs bords. Autour de la chambre ovigère, réactions défensives habituelles : lame ligno-subéreuse, cloisonnements parallèles aux lèvres,

files radiales de cellules. Notons que ces cloisonnements sont surtout ordonnés dans la partie supérieure gauche, sans y constituer toutefois la zone subéreuse typique de la figure 120. Aucune réaction défensive autour de l'autre cavité : cellules

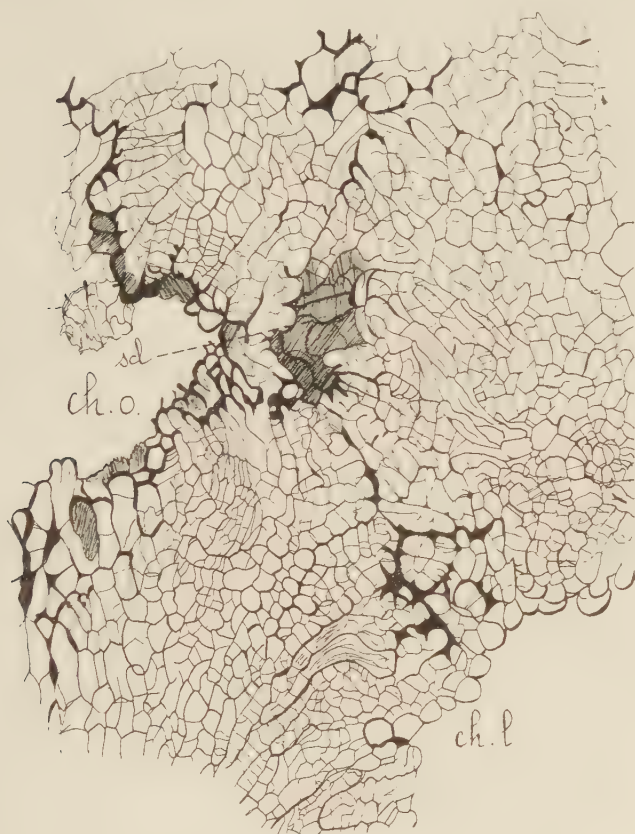


Fig. 121.

petites, dues à de multiples recloisonnements, et débordement des cellules devenues limitantes qui s'arrondissent. Une épaisse tache scléreuse *scl*, à l'entrée du couloir, avec disposition radiale des files cellulaires établies en fonction de l'étalement de l'îlot scléreux, fait penser à une hésitation momentanée de la larve dans la direction à suivre. Les sclérifications les plus intenses sont à la partie inférieure de la tache : c'est par

là que la larve a quitté la cavité ovigère. A leur droite, on ne trouve que des sclérifications linéaires ou étoilées, entourées de parenchyme de comblement : cellules immenses, étirées, recloisonnées dans une direction déterminée par la déchirure, ou sans ordre apparent, mais dont les membranes secondaires sont minces.

Une indication incomplète de ce passage est encore fournie par la figure 122 (0,5 cm du collet), caractérisée par l'augmentation de taille de la chambre ovigère et la diminution de la chambre larvaire qui entraîne des différenciations libéro-ligneuses plus abondantes.

Partie supérieure de la figure. — Elle reste sans changement appréciable. Le retour à une structure moins anormale s'opère dans le secteur *e* ; la *z. g. l. l.* est continue, encore incurvée, mais fonctionnelle : méristème secondaire équivalent à ce qu'il est ailleurs, faisceaux criblés réduits mais distincts, 3 ou 4 vaisseaux seulement non accompagnés de sclérenchyme ; à cette distance du traumatisme local, *l'influence inhibitrice des différenciations* agit sur le xylème infiniment plus que sur le phloème. Une zone péricyclique anormale s'étend des éléments conducteurs aux fibres. La piqûre secondaire, *g*, a été oblique, puis très profonde. Si la défense est bien organisée (fig. 122), les lésions effectives restent superficielles, tout entières dans le parenchyme hypertrophié, n'intéressant pas les éléments conducteurs. Mais des traces de sclérifications dessinent un trajet sensiblement vertical, atteignant presque le plan cotylédonnaire B, et là se recourbant vers l'intérieur, dans ce plan, jusqu'à l'emplacement du xylème alterne. Une légère fente s'est produite dans la partie interne de la chambre larvaire, en direction du tissu lésé, et le parenchyme, entre la chambre et les traces scléreuses orientées radialement, est plus bouleversé que jamais : longues cellules étroites, étirées dans le sens radial, tissu de comblement. Les sclérifications *g* correspondent donc à une pénétration du rostre du Ceuthorrhynque, d'abord oblique et corticale, puis radiale dans le plan cotylédonnaire B, depuis les fibres péricycliques F jusqu'aux éléments alternes. Ceci éclaire

des aspects jusqu'alors inexpliqués : depuis le niveau de la figure 112, le xylème superposé compact de part et d'autre du plan cotylédonnaire B présente un arrêt net que n'offre pas son homologue de gauche ; en même temps, les faisceaux libéro-ligneux de formation récente sont plus grêles que leurs correspondants de gauche et plus riches en phloème qu'en xylème, faits d'autant plus troublants que la piqûre principale et la cavité ovigère sont précisément à gauche du plan intercotylédonnaire (sclérifications *cp*). On comprend ici que, à droite, l'arrêt total des différenciations ligneuses est dû à une *influence à distance inhibitrice* au-dessous de la lésion *g* ; que, à la reprise du fonctionnement de la *z. g. l. l.*, loin du niveau lésé (fig. 112), les différenciations sont plus abondantes en phloème qu'en xylème. (On vient de le contrôler encore dans le secteur *e*, au-dessus d'une lésion.) Nous avons d'ailleurs senti (p. 152) la nécessité d'une autre influence que celle de la larve pour expliquer l'aspect présenté par la figure 117 dans le secteur médian de droite ; la sommation de 2 influences se justifie pleinement. D'autre part, si la piqûre produite en *g* est si profonde qu'elle atteint ici les éléments alternes du convergent B, ne serait-elle pas en partie responsable de la déchirure mécanique centrale signalée depuis si longtemps ? En tout cas, elle intervient certainement pour conférer aux éléments primitifs des convergents B et A un comportement différent. En particulier, dans cette figure 122, au milieu du parenchyme de comblement toujours constitué des mêmes cellules immenses et à parois minces, on reconnaît des éléments alternes *Aa*, les premiers étant résorbés ; après une rupture des éléments alternes profonds qui appartiennent au convergent A à gauche, au convergent B à droite ; et enfin, un vaisseau alterne isolé au milieu du parenchyme cicatriciel. Rien ne reste des premiers éléments alternes de B ; leur « destruction directe » a été totale. Au moment de la récolte, une *z. g. l. l.* amorphe s'incurve parallèlement aux traces de la piqûre ; non fonctionnelle, elle ne permet aucune différenciation cribro-vasculaire dans ce secteur. La figure 122 est au-dessus de l'axe de la piqûre et du maximum de destruction : la lésion *g*, les 2 cavités et le couloir d'émigration de la

larve expliquent la dissociation des 4 coupes dont j'ai parlé et qu'il m'a été impossible de reconstituer.

Partie inférieure de la figure. — La chambre larvaire ayant diminué de volume, les formations libéro-ligneuses secondaires se réorganisent.

Région péricyclique. — Elle est aussi mal délimitée que sur la figure 117. Dès le plan cotylédonnaire A, des cloisonnements la font naître entre les fibres restées en place et le phloème anormalement profond. Dans le secteur de la chambre ovigère, on ne peut la suivre. On ne trouve, des fibres péricycliques antérieures au traumatisme, que 2 îlots F à droite du plan intercotylédonnaire et au bord du tissu gallaire. Les autres ont été exfoliées, sauf un groupe morphologiquement intact, exactement sur le rayon axial de la chambre larvaire ; il limite à la fois, en ce point, le cylindre central et l'organisme. Enfin, au-dessus du plan cotylédonnaire B, 2 groupes de fibres F, dont l'un est peu écrasé ; l'autre, plus interne, est formé d'éléments méconnaissables qui rappellent la figure 118. Au delà, il est difficile de distinguer dans les réactions scléreuses dues à la lésion g les éléments qui correspondent aux fibres. La zone péricyclique est donc imprécise ; une grande partie des tissus limitrophes de la cécidie lui appartiennent et, çà et là, des éléments sclérifiés *scl* remplacent les fibres exfoliées.

Formations libéro-ligneuses. — Le xylème superposé antérieur au traumatisme est très réduit, bien que les *destructions directes*, à ce niveau, ne soient pas certaines. Des suppressions d'éléments, à *distance*, sont intéressantes : jusqu'ici, suffisamment loin du traumatisme principal, des faisceaux libéro-ligneux récents avaient pu s'établir immédiatement à gauche de la chambre ovigère ; ils étaient grêles et incomplets, mais existaient. Figure 122, on trouve un vaisseau *x*, des sclérifications, un autre vaisseau *x* et de nouvelles sclérifications contre la z. g. l. l., donc toutes récentes ; extérieurement à cette z. g. l. l. riche en cloisonnements, des îlots criblés très développés confluent, le dernier seul étant isolé. La piqûre a donc entraîné ici un arrêt momentané du fonctionnement de la zone génératrice, d'où l'absence du xylème

profond ; puis, plus tard, une reprise des cloisonnements et des différenciations, mais avec emplacement anormal — trop interne — de la zone génératrice, abondance du phloème et pauvreté simultanée du xylème. Extérieurement à la chambre ovigère, les témoins de la z. g. l. l. sont faibles : on est trop près de la piqure ; 4 groupes de vaisseaux rayés x_1 (2 ou 3 éléments pour ceux de gauche), sans orientation précise, sont internes par rapport à un tissu recloisonné (grisaille conventionnelle) : cellules étirées et subdivisées dans le sens de l'allongement de la zone, à membranes très minces dans ce sens, épaisses au contraire en direction radiale, d'où un aspect de zone génératrice. Ce qui étonne, c'est l'absence totale du phloème. Après une boucle incomplète (influence de la piqure), la zone suivie comporte un îlot de phloème p_2 , suffisamment éloigné des causes perturbatrices pour être intact, accompagné de fibres péricycliques F, et d'un fragment net de la z. g. l. l.

A partir de là, les faits se compliquent : de toute évidence, le faisceau libéro-ligneux déformé p_3x_3 , à droite de l'îlot criblé p_2 , est la continuation normale des formations secondaires périphériques, malgré la coupure du méristème entre eux. Sans autre indication, dans la reconstitution idéale d'une z. g. l. l. continue, on joindrait d'un trait p_2 et p_3x_3 . Ce serait inexact. Entre les cavités s'observent, avec une précision incontestable, de petits îlots de phloème, assez nombreux, difficiles à orienter dans un tissu réactionnel formé de cellules minuscules, arrondies et sans ordre. Des trainées plus roses apparaissent : éléments allongés et étirés, à membranes assez épaisses, situés entre les 3 groupes criblés les plus internes d'une façon malaisée à interpréter. Au moment de la récolte, la plante retrouve donc, à ce niveau, sa faculté de différencier un appareil conducteur ; *les tubes criblés, comme toujours, réapparaissent les premiers et le plus près possible de leur place normale.* Rendons alors à la z. g. l. l. sa continuité potentielle (réalisée en pointillé) ; elle s'incurve vers l'intérieur, et son rétablissement est nettement conditionné par les cavités. A droite du faisceau disjoint p_3x_3 dont j'ai déjà parlé, des éléments de phloème se reconnaissent,

bien que le désordre soit grand : un massif p_4 s'interprète très mal ; au contraire, un îlot important p_5 est doublé inté-



Fig. 122.

rieurement d'une zone génératrice indiscutable ; plus à droite encore, 3 petits groupes épars sont décelables mais difficiles

à orienter. Si l'on songe à la proximité de la chambre larvaire et de ces formations (au-dessous d'elles), on comprend à la fois l'absence des lignifications, l'imprécision du phloème et du méristème pour tout cet arc.

Au delà, les différenciations sont plus vagues encore : des traînées roses dominant, dont les plus frappantes sont parallèles au bord droit de la chambre larvaire, donnant pour ainsi dire la réplique de ce que nous avons vu à gauche ; mais, de ce côté, tout est indifférencié et il serait impossible d'y voir une ébauche de méristème secondaire si nos connaissances ne nous y autorisaient et si la zone elle-même ne rejoignait les témoins de la z. g. l. l. fonctionnelle avant le traumatisme. Ceci, en effet, se produit au-dessous du plan cotylédonnaire B, à gauche d'un îlot de phloème p_6 , accompagné d'un tronçon net du cambium. Encore une coupure et, au-dessus du plan cotylédonnaire B, on trouve



3 faisceaux libéro-ligneux : le 1^{er} ne possède que 3 éléments vasculaires, peu de tubes criblés mais coiffés, comme normalement, par un îlot de cellules scléreuses ; les 2 suivants sont donnés par la figure 123. A cette distance de la chambre larvaire et de la piqure *g*, le fonctionnement quasi normal de la *z. g. l. l.* ne fait aucun doute au moment de la récolte. Deux cellules *sc/* ont sclérifié leurs membranes et jouent, pour le faisceau inférieur, le rôle de fibres péricycliques, bien que (fig. 122) les fibres normales soient plus loin (F). Pour l'autre faisceau, on ne trouve que de faibles sclérifications aux angles des cellules, mais, sur la coupe voisine et supérieure, une cellule (désignée par + en haut de la figure 123) est devenue, elle aussi, fibre de suppléance. Les tubes criblés ont des parois épaisses, collenchymateuses ; on retrouve très peu des éléments différenciés avant le traumatisme, et cela à cause du grand déplacement qu'ils ont subi (nets dans le massif criblé inférieur). Les autres sont tous de différenciation récente. Accompagnant le phloème, des éléments comportent la grisaille conventionnelle : éléments fortement colorés en rose par le carmin, avec un sens d'allongement déterminé et concordant de l'un à l'autre, à membranes relativement épaisses. A l'extrémité supérieure et gauche, la *z. g. l. l.* s'éteint progressivement ; la zone grisillée tourne avec le méristème et disparaît avec lui. Au centre, à l'extrémité droite du phloème le plus inférieur, des tubes criblés sont différenciés dans ces éléments d'allure spéciale. Là, ce tissu particulier est l'indice d'une région de phloème, dans la région génératrice potentielle à quoi je l'assimile ; quoi qu'il en soit, il apparaît comme le témoin des formations secondaires libéro-ligneuses possibles, et c'est ce qu'il importe de localiser dans l'étude que j'ai entreprise. Les parties fonctionnelles de la zone génératrice sont typiques. Quant aux vaisseaux, leur orientation est, *a priori*, fantaisiste. Dans les 2 faisceaux, des éléments sont coupés transversalement ; leur empilement en files radiales avec d'actuelles cellules génératrices est indubitable ; d'autres se présentent longitudinalement et se suivent linéairement dans l'épaisseur de la coupe. Ce sont des éléments courts, à ornementation rayée, à membranes transversales peu incli-



Fig. 123. - Exceptionnellement les vaisseaux sont représentés par un seul trait afin de figurer leur ornementation par le même procédé.

nées par rapport aux parois longitudinales ; ce ne sont pas des fibres intervasculaires, mais des vaisseaux, les 1^{ers} for-

1! **

més après l'hypertrophie gallaire, et ayant subi, de ce fait, un changement d'orientation. A suivre leur trajet dans la coupe par des variations de mise au point (ce que la figure ne peut traduire), on sent que ces éléments s'étirent et tendent à établir la communication entre le xylème profond si réduit à ce niveau et le xylème de différenciation actuelle. Ce sont des *éléments de raccord* et, comme tels, en présentent tous les caractères. Notons enfin l'hyperplasie et le désordre des parenchymes, tant à l'intérieur qu'à l'extérieur des formations cribro-vasculaires.

Au niveau de la figure 122, on n'a aucune indication de z. g. l. l. au voisinage de la piqure g, aucun jalon permettant de raccorder le dernier des faisceaux étudiés aux formations similaires de l'anneau libéro-ligneux central. La présence de l'îlot scléreux F oblige à chercher les tissus correspondant au cambium, le long de la ligne pointillée par laquelle je rejoins les extrémités séparées ; elle passe précisément par la partie interne de la zone grisailée qui présage la possibilité prochaine des différenciations.

Chambre ovigère. Chambre larvaire. Couloir de ponte. — Très agrandie, la chambre ovigère présente toujours les mêmes réactions de défense, sclérifications et recloisonnements caractéristiques, sauf à sa face interne, où les cellules qui la séparent du xylème sont irrégulières, mal alignées en files radiales et très allongées. A droite, des sclérifications denses témoignent de la sortie de la larve. J'ai noté qu'à ce niveau il n'y a pas eu de *destructions directes* d'éléments de xylème, mais la *suppression à distance*, à gauche, des faisceaux libéro-ligneux qui, aux niveaux inférieurs, s'établissaient au moment de la récolte. Au contraire, la chambre larvaire diminue, restant toujours aussi dépourvue de réactions de défense sur ses bords. Je rappelle qu'elle présente ici une déchirure profonde qui la relie aux sclérifications dues à la piqure g. Quant au couloir de ponte, il est indiqué par des sclérifications nombreuses, éparses, n'impliquant pas encore de direction certaine. Une fois de plus, l'Insecte a piqué obliquement, mais de haut en bas (remarquons l'ampleur que prend la piqure quand elle est suivie de ponte). Un lambeau de parenchyme

cortical primaire montre, mieux peut-être que le précédent, combien les cellules primitives se sont recloisonnées pour donner naissance à l'écorce actuelle.

En résumé, la figure 122 présente un double intérêt. Par les précisions obtenues au sujet de la piqûre secondaire *g* (direction et profondeur), nous expliquons des suppressions massives d'éléments vasculaires qui, aux niveaux inférieurs, ne se justifiaient pas, et nous trouvons une deuxième raison d'être à la lacune médiane. D'autre part, on note que, malgré l'approche de la lésion mécanique, des différenciations ont pu se réaliser dès que la chambre larvaire diminue de volume. Autrement dit, si le déplacement et la dispersion du méristème libéro-ligneux secondaire sont imputables à l'hypertrophie gallaire, donc à la piqûre de l'Insecte suivie de ponte, il apparaît que la reprise de la vitalité du méristème et des différenciations corrélatives se fait en raison inverse de leur proximité au parasite, *même si une région éloignée du parasite se trouve être en même temps plus voisine de la piqûre*. Cette hiérarchie dans les influences est un fait nouveau et intéressant.

La figure 124 (très voisine de la précédente, 0,55 cm au-dessus du collet), dont la surface reste comparable à celle des niveaux inférieurs, marque un retour très net vers une organisation moins anormale et moins déficitaire.

Partie supérieure de la figure. — On note des irrégularités dans l'établissement de l'anneau ligneux qui, dans un hypocotyle normal, serait moins développé en surface mais beaucoup plus continu. Ici encore, le xylème périphérique constitue, avec le phloème correspondant, des faisceaux libéro-ligneux distincts, ménageant entre eux de larges rayons médullaires par déficience des sclérifications intervasculaires. Dans le secteur *e*, *l'influence à distance inhibitrice de la vascularisation* est encore considérable, la position de la *z. g. l. l.* anormale, trop interne, d'où la persistance d'une « zone péricyclique » développée. Sensiblement moindre est l'influence de la lésion *g* dans la région proche de la cavité corticale ; elle y est trop superficielle, ne devenant profonde et destructrice d'éléments conducteurs que dans le plan cotylédonnaire B. C'est là, en effet, qu'au-dessus d'elle on retrouve un arrêt total des différenciations. Au moment de la récolte, le faisceau libéro-ligneux proche du plan cotylédonnaire B, donc proche de la lésion, est grêle, représenté

« vasculairement » par du sclérenchyme périphérique ; le faisceau voisin, moins influencé, est plus riche en phloème qu'un faisceau normal, et, dans un sclérenchyme abondant, possède quelques vaisseaux. Si la même reprise des différenciations ne s'opère pas au-dessous du plan cotylédonnaire, c'est qu'à l'influence de la lésion *g* s'ajoute celle du développement de la larve. Une nouvelle lésion apparaît en *h*. Elle a été violente mais superficielle, circonscrite par des fibres péricycliques très développées et nettement divisées en 2 catégories. Les fibres arrondies auxquelles elle se heurte sont détruites. Il s'agit peut-être d'une piqûre tardive. Enfin, la rupture médiane diminue ; elle ne se prolonge plus, à gauche, par une faille du xylème superposé ; on retrouve, de ce côté, les éléments alternes *Aa* sensiblement à leur place, les premiers étant entrés en voie de résorption comme ils le font typiquement, à ces niveaux, dans une évolution normale ; les suivants s'altèrent et sont séparés brutalement des vaisseaux alternes profonds qui ont conservé un aspect normal. A cause de la lésion *g*, les éléments *Ba* sont beaucoup plus disjointes et déformés, identifiables cependant.

Partie inférieure de la figure. — Suite logique de la figure 122 tant au sujet des cavités que dans la tendance à retrouver un appareil conducteur plus complet et plus normal, elle va permettre une description plus rapide.

Région péricyclique. — Elle est peu précise encore. Au-dessous du plan cotylédonnaire *A*, un paquet de fibres typiques est resté en place, continuant le cercle des fibres normales à section circulaire. En face, la *z. g. l. l.*, accompagnée des îlots de phloème, s'incurve vers l'intérieur et, dès lors, les fibres à section quadrangulaire qui coiffent chaque îlot criblé de la partie supérieure cessent de se différencier. Par contre, à la périphérie de l'organe, sous un lambeau de parenchyme cortical primaire, des cellules hypertrophiées, non recloisonnées, sclérifient leur membrane, exactement comme le font les éléments *sc*, auxquels j'attribue depuis longtemps la valeur de fibres de remplacement. Ces éléments sont dans un parenchyme à grandes cellules et à parois minces ; brusquement, à l'intérieur, des cellules minuscules, arrondies,

serrées les unes contre les autres, constituent l'écorce, là comme dans la partie supérieure, entre le liège normal et les fibres. J'ai indiqué d'un trait ondulé la ligne de contact des 2 types de parenchyme ; l'opposition entre eux s'atténue progressivement vers la région de la piqûre. Une telle différence de comportement ne s'explique guère ici ; on ne peut que signaler l'absence de la catégorie interne des fibres et, apparemment comme réciproque, la présence des sclérifications périphériques. Dans le secteur de la piqûre, 4 îlots de fibres péricycliques F, différenciées avant le traumatisme, présentent les caractères connus (fig. 118) ; il faut atteindre le plan cotylédonnaire B pour en trouver 2 autres F, l'un, interne, peu déplacé. Ailleurs, les fibres sont encore exfoliées, mais abondamment remplacées par les sclérifications de suppléance. Le fait nouveau est l'emplacement normal de la majorité d'entre elles, en îlots, à l'extérieur des tubes criblés. Celles-là méritent vraiment le nom de *fibres de suppléance*.

Formations libéro-ligneuses. — Cette fois, on a la profondeur maxima de la piqûre ; aucun doute, le rostre de l'animal a pénétré jusqu'à ce qu'il heurte une résistance : le xylème superposé. Des éléments lignifiés ont été *détruits directement sur place*, témoin la ligne vert noirâtre qui borde intérieurement la chambre ovigère à ce niveau : accumulation de la lignine des éléments disparus. Toutefois, si la profondeur de la piqûre est maxima, son *influence à distance inhibitrice des différenciations* est inférieure à ce qu'elle était sur la coupe précédente, *au moment de la récolte* : en effet, à gauche de la chambre ovigère, des faisceaux libéro-ligneux, incomplets mais moins que sur la figure 122, se sont établis. Ils sont même proches de la lésion et, malgré la discontinuité de la z. g. l. l., il est aisé de reconstituer son trajet actuel, parallèlement au bord gauche, où 4 îlots criblés accompagnés de tronçons de cambium sont visibles, les 2 derniers, p_1 et p_2 , mieux développés parce que plus éloignés de la cause perturbatrice ; p_1 possède des vaisseaux, éléments de raccord, courts, rayés, peu nombreux, comme ceux de la figure 123. A droite de p_2 , secteur de la piqûre, les dégâts sont considérables. Aucune

trace de formations cribro-vasculaires ne témoigne de l'existence d'une zone génératrice. C'est dans le parenchyme très



Fig. 124.

désordonné, entre les 2 cavités, que des tubes criblés de différenciation récente accompagnent la zone d'aspect si caractéristique figurée par la grisaille. On rétablit aisément le raccord potentiel entre ces témoins profonds et les 3 îlots criblés, doublés de tronçons de cambium, trouvés plus superficiellement et conduisant à une région particulièrement riche en éléments différenciés. La chambre larvaire est relativement petite à ce niveau et les débuts de reconstitution de l'appareil conducteur signalés (fig. 122) vont s'intensifier. Un faisceau libéro-ligneux p_3x_3 , coiffé de fibres de remplacement, a comme partie vasculaire 2 files d'éléments de raccord; les faisceaux suivants sont réduits aux fibres, tubes criblés et méristème; les différenciations vasculaires ne sont pas encore possibles, pour eux, à l'époque de la récolte.



Voici maintenant la partie la plus intéressante de la figure 124. Entre les faisceaux

libéro-ligneux incomplets (p_3x_3 et les voisins) et les 3 faisceaux proches du plan cotylédonnaire B (que nous avons étudiés figure 123), la coupe ne présente que les trainées roses si spéciales, qui sont pour nous les témoins de tissus susceptibles de différenciation. Or, ici, en p_4 , j'ai superposé les pointillés à la grisaille : de très beaux tubes criblés couchés longitudinalement dans la coupe transversale apparaissent ; quoique petits et difficiles à voir à l'état normal dans le Chou, les cribles sont d'une netteté étonnante, assez proches dans un même tube, ce qui confère à ces éléments de phloème la même qualité qu'aux éléments de xylème se différenciant simultanément ailleurs, éléments courts, donc éléments de raccord. Des files de cellules étirées, à parois épaisses, rayonnant autour de la chambre larvaire, font penser aux « faisceaux irrigateurs » dont parle HOUARD pour un grand nombre de galles, mais qu'il ne signale pas pour le Chou. Avec des inégalités de développement, on en compte 5, à ce niveau, développés dans les espaces interfasciculaires comme le précise HOUARD. Les « faisceaux irrigateurs » seraient ici uniquement constitués de tubes criblés, nullement de vaisseaux. J'insiste sur le fait qu'une fois de plus *les éléments du phloème apparaissent avant qu'aucun vaisseau ait pu le faire*. Nul désaccord avec les descriptions de HOUARD ; la récolte hâtive justifie l'absence du xylème au niveau considéré. Mais, leur trouver une raison d'être dans la nécessité d'alimenter la larve par l'intermédiaire du « tissu nourricier » qui, grâce à la sève élaborée, va se gorger de matières de réserves, d'où leur nom, me paraît finaliste. Ce qui est sûr, anatomiquement, c'est la possibilité des différenciations, à une certaine distance de la chambre larvaire et au-dessus d'elle.

Quant aux 3 faisceaux cribro-vasculaires voisins du plan cotylédonnaire B, ils sont plus développés qu'ils ne l'étaient figure 122 (normal, puisque plus loin de l'habitat de la larve). Pour eux aussi, les fibres de remplacement occupent la place habituelle des fibres périeycliques, bien que l'îlot F témoigne de l'existence des fibres normales. La zone génératrice, très développée, fonctionne activement. Le xylème est assez

abondant, mais ses éléments sont coupés longitudinalement, à l'exception de 2 ou 3 vaisseaux pour chaque faisceau. Tous ont les caractères mis en évidence sur la figure 123 et méritent le nom d'éléments de raccord ; sauf pour ceux de la file vasculaire la plus éloignée de la chambre larvaire, tous sont orientés parallèlement à la z. g. l. l. et tournent avec elle. La même coupure brutale se note à droite du dernier faisceau : au-dessus de la lésion profonde g, dans le plan cotylédonnaire B, l'*influence à distance* est encore si considérable que les différenciations ne se font point. Cependant, contournant l'îlot scléreux F resté en place, on pressent la zone des différenciations futures, repérée grâce aux mêmes files de cellules étirées, à membranes peu épaissies ; elles sont rares extérieurement à l'îlot F, plus abondantes en deçà, parallèlement au bord droit de la chambre larvaire. En profondeur, la coupe ne fournit aucune indication sur le raccord possible des 2 tronçons du cambium.

Chambre larvaire. Chambre ovigère. Couloir de pont. — La chambre larvaire, très réduite, est allongée radialement au-dessus de la larvè (elle-même disposée radialement, la partie céphalique vers l'extérieur), très étroite, la voûte presque refermée sur le dos de l'animal. Dans la partie interne, à gauche, de légères sclérifications apparaissent sur le bord : amorce de la lame ligno-subéreuse, sur une surface lésée par la larve au début de son développement, mais qu'elle ne touche plus depuis un certain temps ; en arrière des sclérifications, les tissus ne sont pas encore organisés. Des cellules arrondies, légèrement hyperplasiées, avec une cloison diamétrale, encombrant la partie profonde : limite supérieure de la chambre larvaire dans une coupe sensiblement tangente au plafond de la cavité. Rappelons les communications établies entre la région externe et les éléments conducteurs ; à ce niveau, elles comportent des tissus non différenciés ou des tubes criblés. La chambre ovigère, plus étendue radialement, est plus étroite, tendant à devenir rectiligne. Si, nous l'avons vu, elle atteint à ce niveau son maximum de profondeur, provoquant des *destructions directes* du xylème superposé ; si

les réactions de défense : lame ligno-subéreuse et cloisonnements orientés sont encore très caractérisés sur le bord

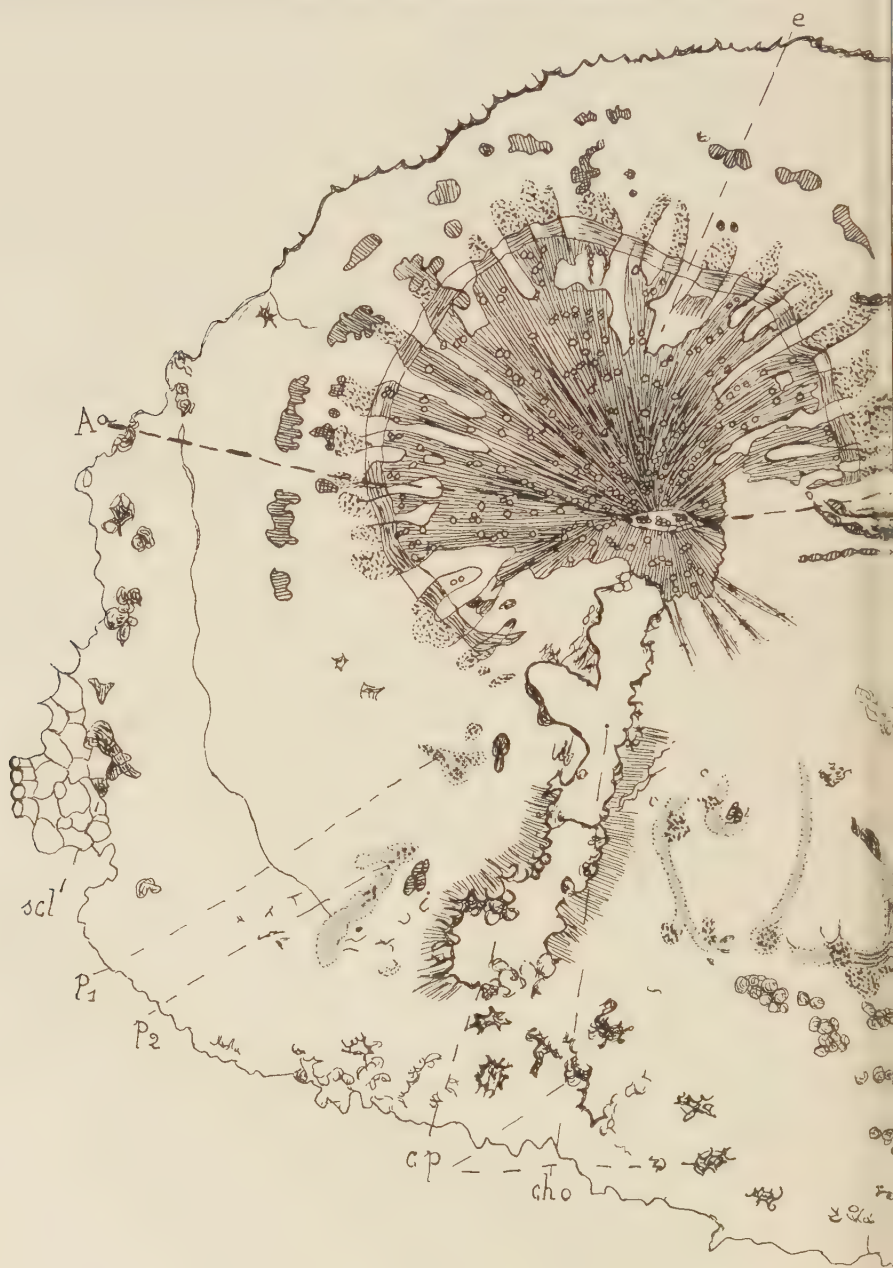
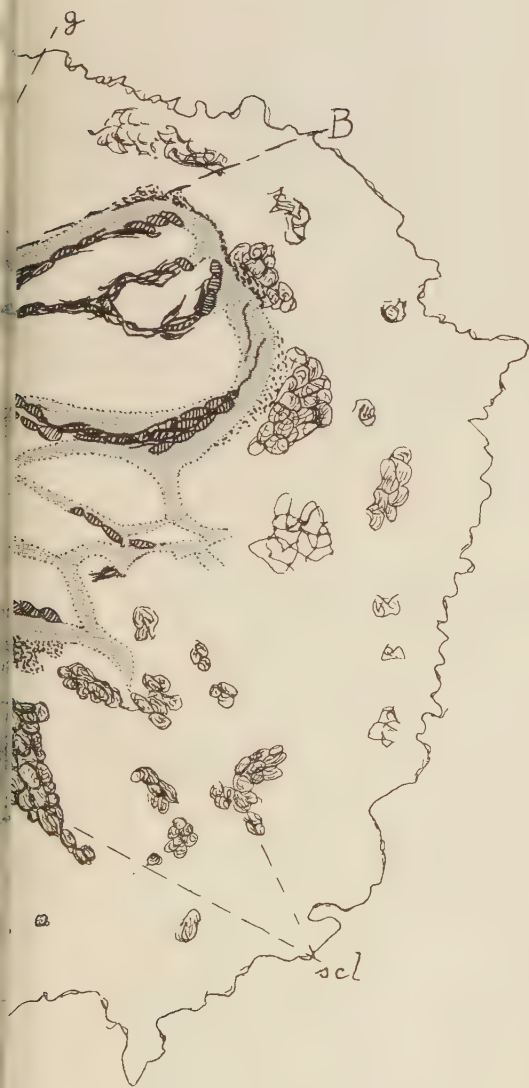


Fig. 125.

gauche (moins rectiligne, donc plus déformé par la ponte consécutive à la piqûre), nous notons une cicatrisation

moins continue et moins intense sur le bord droit, ainsi que dans toute la partie externe, déterminés par la pénétration du rostre, mais non en contact avec l'œuf. Ajoutons à cela l'atténuation de l'influence à distance constatée sur les faisceaux libéro-ligneux situés à gauche de la chambre ovigère, et nous concluons qu'on a dépassé les niveaux où se sont effectués la ponte et les premiers stades de développement de la larve. Remarquons enfin que la déchirure produite par la pénétration du rostre est limitée (de l'intérieur vers l'extérieur) par 3 îlots de fibres détruites F et combien sont imprécises les indications données par les scléifications *cp* sur la communication de la chambre ovigère avec l'extérieur.

En résumé, la figure 124 correspondant au maximum de profondeur de la piqûre nous fournit, malgré cela, le début du rétablissement d'une structure plus normale; la reprise des différenciations de l'appareil conducteur se réalise toujours par l'apparition de tubes criblés jusqu'alors supprimés.



La figure 125 (0,05 cm au-dessus de la précédente, 0,6 cm au-dessus du collet) marque un retour net vers une vascularisation plus complète, quoique encore faible. Pour l'interpréter, il faut se représenter dans l'espace ce que sont la zone génératrice et les éléments qu'elle fournit, au moment de la récolte.

Partie supérieure de la figure. — Au xylème superposé différencié avant le traumatisme font toujours suite des faisceaux libéro-ligneux ménageant entre eux, par déficience des sclérifications, des rayons médullaires anormaux ; les espaces parenchymateux sont un peu plus étroits qu'aux niveaux précédents, sclérenchyme intervasculaire et vaisseaux étant plus abondants. Dans le secteur de la piqûre *e*, au-dessus d'elle, les différenciations vasculaires deviennent comparables à ce qu'elles sont ailleurs ; la zone génératrice, encore faiblement incurvée, entraîne la persistance d'une zone péricyclique anormale. L'influence à distance due à la lésion *g* n'est perceptible que très près du plan cotylédonnaire B : les différenciations y font défaut, au moment de la récolte, comme au niveau inférieur. Mais on est au-dessus de la lésion, il ne s'est produit aucune *destruction directe* à ce niveau et l'*influence inhibitrice* n'ayant pu porter que sur les éléments tout au plus en voie de différenciation, on retrouve intact le xylème formé avant le traumatisme : les 2 ailes vasculaires superposées disjointes sur les figures antérieures sont ici largement réunies. Quant au centre de la coupé (fig. 126), il a totalement changé d'aspect ; on ne peut plus parler de rupture médiane. La bande diamétrale des éléments alternes était réalisée avant le traumatisme ; les piqûres ont eu pour effet de hâter la résorption des premiers éléments alternes *Aa*, altérés mais à leur place, entourés d'un parenchyme cellulosique à membranes épaisses. Les éléments alternes profonds des 2 convergents sont intacts ; des cellules sont restées parenchymateuses au milieu d'eux. La lésion *g* a provoqué la résorption complète des 1^{ers} éléments alternes de B ; du parenchyme à parois minces et onduleuses comble les lacunes de part et d'autre des vaisseaux alternes intacts *Ba* ; seules, une fente étroite, qui s'étend encore radialement dans

le xylème superposé à droite, et des sclérifications anormales *scl* rappellent la blessure.

Partie inférieure de la figure 125. — Région péricyclique. — A ce niveau, peu intéressante : dans la partie hypertrophiée,



Fig. 126.

aucune des fibres différenciées avant le traumatisme, même à l'état représenté par la figure 118, n'a laissé trace. Mais, en abondance, sont apparues ces sclérifications particulières qui affectent plusieurs cellules voisines, fibres de remplacement. Elles forment (fig. 125) des massifs considérables dont quelques-uns occupent la place habituelle des fibres de la gaine protectrice discontinue. Au-dessus de la chambre larvaire et bien que les formations secondaires libéro-ligneuses soient moins superficielles dans la cécidie, les tissus qui limitent la coupe du côté de la galle résultent encore de la multiplication anormale des cellules appartenant au cylindre central de l'hypocotyle. Tous les tissus corticaux sont exfoliés, même les fibres dites péricycliques ; il ne reste qu'un lambeau (15 cellules) du parenchyme cortical primaire avec 4 cellules épidermiques, à gauche. Notons qu'à sa base

(fig. 111) l'expansion gallaire s'étendait surtout à droite du plan intercotylédonnaire, la chambre larvaire étant elle-même à droite de ce plan ; au niveau des piqûres (comme je l'ai déjà fait remarquer page 143 au sujet de la lésion *e*), ce n'est pas une épaisseur exagérée des tissus qu'on trouve dans les secteurs lésés, mais au contraire une minceur relative : au-dessus de la piqûre *g* aussi bien qu'extérieurement à la chambre ovigère, la section marque une concavité ou un méplat indéniables. L'hypertrophie ne commence donc bien qu'avec la ponte et les perturbations chimiques qu'elle provoque.

Formations libéro-ligneuses. — Au-dessus de la chambre larvaire, les différenciations sont effectives au moment de la récolte, et elles se font le plus près possible de leur place normale, réduisant ainsi, autant que l'*influence à distance* le leur permet, la discontinuité tératologique de l'appareil conducteur. Dans le secteur de la piqûre, les perturbations sont maxima ; latéralement et au-dessus de la chambre larvaire, à droite, une reprise importante des différenciations aboutit au raccord des xylèmes superficiel et profond. Voyons-en le détail.

La partie interne de la piqûre est étroite ; la nocivité *y* a été faible si on en juge par la moindre intensité des réactions défensives ; malgré la digitation profonde émise vers elles à ce niveau, les différenciations se sont poursuivies à gauche de la chambre ovigère. Un des 3 faisceaux libéro-ligneux du niveau inférieur a réalisé, grâce à des sclérifications intervasculaires, son rattachement au xylème superposé antérieur au traumatisme. Près du bord, 2 nouveaux faisceaux sont représentés exclusivement par leur phloème : à cette faible distance des tissus lésés, aucune vascularisation n'est possible pour le moment. Au contraire, les ilots conducteurs qui s'étendaient parallèlement à la déchirure, à gauche (fig. 124), accusent une raréfaction et un plus grand désordre : les phloèmes p_1 et p_2 sont moins compacts ; leurs éléments, rencontrés obliquement, sont dispersés dans le tissu étiré et plissé souvent signalé ; les xylèmes sont réduits à 3 vaisseaux rayés et courts, coupés longitudinalement. Ce désordre est corré-

latif de l'extension radiale de la cavité. Extérieurement à la lésion, aucune trace d'éléments conducteurs ; c'est profondément, entre les 2 chambres, que des indices de cambium sont à nouveau fournis. A partir de là, irrégulièrement représentés et capricieusement répartis en apparence, les éléments secondaires de différenciation postérieure au traumatisme : xylème, méristème et phloème, forment une zone festonnée mais continue, rejoignant les derniers faisceaux différenciés en profondeur à droite du plan cotylédonnaire B.

Trois aspects frappent dès l'abord : la surabondance de la grisaille conventionnelle et la rareté du tissu criblé ; les indentations nombreuses et semblablement orientées ; l'allongement considérable des faisceaux vasculaires dont les plus éloignés de la chambre larvaire assurent le raccord signalé. Ces 3 aspects s'expliquent d'ailleurs simultanément : j'ai dit combien la position de la z. g. l. l., réelle ou potentielle, était conditionnée étroitement par la forme des cavités ; vrai dans un plan horizontal qui rencontre la chambre larvaire, cela reste vrai au-dessus d'elle. Ce qui complique ici, c'est que les cloisonnements ne se font pas perpendiculairement au plan de la figure : la tendance qu'ont les éléments à se différencier le plus normalement possible fait que vaisseaux, méristème et tubes criblés se superposent plus ou moins verticalement, comme si chaque tissu, pour son propre compte, s'établissait aussi profondément que possible. Or, les premiers éléments différenciés après le traumatisme sont les tubes criblés ; ils sont alors relativement externes, communiquant obliquement avec ceux qui, au même moment, se différencient dans les niveaux supérieurs, plus près du centre qu'eux-mêmes ne le sont. Il en résulte (fig. 125) une large zone continue et sinueuse où les éléments sont difficiles à identifier, zone intensément colorée en rose par le carmin, donnant un aspect d'étirement cellulaire et que j'indique par la grisaille : elle correspond au méristème secondaire et au phloème. La répartition des vaisseaux est plus simple ; leur différenciation est récente ; ils sont moins désordonnés parce que, là où ils pourraient l'être, ils sont très peu nombreux. En effet, c'est en

raison inverse de leur distance aux cavités qu'ils sont réapparues, quand ce fut possible : près de la chambre ovigère, à sa droite, on ne trouve que 2 vaisseaux ; extérieurement à la chambre larvaire, au-dessus d'elle, sont 2 groupes de 4 éléments ; à sa droite, beaucoup plus loin d'elle, des files considérables des mêmes éléments courts, rayés, à peine lignifiés (vert très pâle) s'allongent dans la coupe transversale comme ils le faisaient déjà sur la figure 124 ; mais les premiers ont pu se différencier d'une façon telle que, dans les faisceaux proches du plan cotylédonnaire B, les plus éloignés de la chambre larvaire, les moins soumis à l'*influence à distance inhibitrice des différenciations*, le raccord est établi entre les xylèmes profond et superficiel qui, normalement, devaient être en continuité. Il est manifeste que ces vaisseaux allongés et grêles, dont les derniers seuls sont accompagnés de tissus méristématique et criblé parce qu'ils se trouvent au niveau où la z. g. l. l. se rétablit circulairement dans le plan cotylédonnaire B, ne sont nullement en rapport avec le tissu nourricier de la chambre larvaire. Ils ne sont pas constitués « pour assurer la nutrition de la larve », mais pour des raisons de continuité anatomique, et pour cela seul.

Chambre larvaire. Chambre ovigère. Couloir de ponte. — La figure 125 est au sommet de la chambre larvaire dont on a le souvenir sous forme d'une cicatrice radiale et étroite, relativement externe : cellules allongées et arrondies à leur extrémité libre, peu recloisonnées, tissu très lâche qui s'oppose au parenchyme à cellules rondes et petites de la galle. Nous avons vu déjà que les réactions défensives autour de la chambre ovigère sont moins intenses qu'aux niveaux inférieurs et que l'*influence à distance*, à gauche de la lésion profonde, est faible. Pourtant, le rostre a pénétré jusqu'au xylème superposé différencié au moment de la piqûre déterminant la *destruction directe* des éléments touchés ; mais, la coupe passant à la partie supérieure de la cavité ovigère, la perturbation chimique est moindre qu'au voisinage immédiat de l'œuf ou de la larve. Radialement vers l'extérieur s'étend la déchirure : sclérifications et cloisonnements orientés s'y sont activement

produits, sauf à l'extrémité ; en arrière de ce bord non protégé, vers l'extérieur, les éclatements de tissu connus *cp* ont produit de petites cavités qui, elles aussi, sont entourées de sclérifications défensives. On peut y voir une indication sur la direction de l'ouverture externe et surtout la conséquence de cette impossibilité à s'hyperplasier que témoignent les tissus trop proches des piqûres. En particulier ici, le secteur de la lésion se trouve entre une expansion considérable à sa droite, une plus réduite à sa gauche. Entre les parties hypertrophiées, le tissu voisin de la piqûre n'a pu s'étendre à leur mesure, d'où des déchirures locales nombreuses qui, dans la suite, acquièrent une sclérification de leurs lèvres.

La figure 127 (0,05 cm au-dessus de la précédente, 0,65 cm du collet), dont la section est à peine inférieure à la surface maxima des coupes antérieures, se situe au-dessus de la chambre ovigère comme au-dessus de la chambre larvaire. Il reste la trace du couloir de pont. Le retour vers une structure anatomique moins anormale se précise.

Partie supérieure de la figure. -- Au xylème superposé compact différencié avant le traumatisme font toujours suite les mêmes faisceaux libéro-ligneux, peu riches en vaisseaux, étroits par suite de la non-sclérification des rayons médullaires. L'*influence à distance* des lésions *e* et *g* est très atténuée ; l'appareil conducteur de l'hypocotyle est maintenant comparable à droite et à gauche du plan intercotylédonnaire. Un seul effet des lésions *e* et *g* intéresse les fibres péricycliques : elles sont moins compactes que les fibres normales, dispersées en îlots, qui sont reliés entre eux par de longues cellules parenchymateuses, exactement comme si, initialement, elles n'avaient constitué qu'un groupe. Peut-être déterminent-elles aussi la formation de tissus péricycliques et corticaux supplémentaires, alors qu'ailleurs l'écorce est très mince, limitée par une zone subéreuse typique. Dans le plan cotylédonnaire B, un xylème compact joint les ailes superposées ; plus trace de déchirure centrale ; résorption des premiers vaisseaux alternes B et petite lacune à gauche des éléments alternes profonds. A cette distance du collet, la bande diamétrale des



Fig. 127.



Fig. 128.

éléments alternes ne se forme plus ; une vraie moelle, de ce fait, se constitue et la phase intermédiaire apparaît. C'est ce [que prouve la figure 128, homologue de la figure 127 dans un hypocotyle de même âge, mais normal. Notons, en outre, à quel point l'hypocotyle parasité est hypertrophié ($\times 5$ diamètres) ; combien cette hypertrophie a hâté l'exfoliation du tissu cortical primaire ; la grande homogénéité du xylème ne présentant que superficiellement des amorces de rayons médullaires ; la z. g. l. l. circulaire ; la répartition en îlots du phloème et des fibres ; enfin l'absence de zone péri-cyclique.

Partie inférieure de la figure.

— *Région péricyclique.* — Pas un des îlots scléreux différenciés avant le traumatisme n'est

en place : on ne trouve, au-dessous du plan cotylédonnaire (fig. 127) que 2 groupes de fibres F, au bord inférieur, donc très déportés par l'hypertrophie, constitués d'éléments méconnaissables (fig. 118). Tous les autres sont exfoliés et remplacés par des sclérifications récentes du parenchyme anormal. Une fois encore, tous les tissus gallaires appartiennent au cylindre central, mais la présence des 2 groupes F marque une exfoliation moins totale qu'aux niveaux précédents. A gauche, la ligne ondulante sépare les 2 types de parenchyme anormaux constitués de ce côté et dont j'ai précisé les aspects différents (fig. 124).

Formations libéro-ligneuses. — C'est ici que les *destructions directes* dues à la piqure sont les plus profondes : en effet, bien que la lésion soit plus étroite que sur les coupes antérieures et qu'aucune trace de sclérification n'indique le passage du rostre, à gauche de la cicatrice, le xylème superposé est bordé de la ligne vert noirâtre caractéristique de l'altération des éléments lignifiés à *quelques rangées cellulaires seulement des vaisseaux alternes du convergent A*. De ce fait, les éléments, vaisseaux et sclérenchyme, du xylème superposé de gauche sont à peine différenciés au-dessous du plan cotylédonnaire A (fig. 126 et 127), alors que, de ce côté, ils étaient toujours plus abondants que sur la droite. (Les figures 125 et 127 sont si proches que la figure intermédiaire 126 donne les phases alternes de la figure 125 en même temps que la piqure de la figure 127.) Au moment de la récolte, d'un côté comme de l'autre, les différenciations ont repris près de la z. g. l. l. A gauche de la piqure, il semble que la surface occupée par le parenchyme indifférencié est supérieure à ce qu'elle a été jusqu'ici, donc que l'*influence inhibitrice* est plus intense. Cependant, les faisceaux libéro-ligneux récemment formés occupent sensiblement la même place que sur la figure 125 : la grande déficience en xylème superposé profond et le rétrécissement de la lacune par recul topographique de son bord gauche concourent à donner cette impression. En réalité, les différenciations réalisées après le traumatisme sont plus nombreuses à ce niveau. Le faisceau criblé p_1 est considérable à cause de la confluence des éléments criblés, qui, sur la

figure 125 (p_1 et ceux qui sont à sa gauche), étaient en ilots. Il est accompagné d'un tronçon net de zone génératrice et de 5 à 6 éléments vasculaires courts, réticulés, coupés longitudinalement. Plus à l'extérieur, le faisceau p_2 est, lui aussi, plus complet.

Dans le secteur de la piqûre, on perd toute trace de différenciations conductrices et, à droite de la lésion, les choses se compliquent.

Si on reconnaît la valeur des formations cribro-vasculaires telles que p_3x_3 , connaissant l'incurvation de la z. g. l. l. et des différenciations qui en résultent, au voisinage des lésions ; si on suit, sur leur droite, une zone discontinue de grisaille et de ponctués qui correspond à des tubes criblés étirés et déformés, pour rejoindre en p_5x_5 un faisceau cribro-vasculaire où le phloème est indistinct et le xylème coupé obliquement ; si l'on comprend que le faisceau p_6x_6 , où la zone génératrice est très nette, a une disposition inverse de celui qui le précède (boucle décrite en ce point par le cambium), on conçoit moins aisément qu'en profondeur se trouvent d'autres traces d'appareil conducteur, situées de telle sorte que 2 faisceaux voisins, p_3x_3 et p_4x_4 ont des dispositions inverses. Ce qui éclaire, c'est d'avoir, à droite de p_4x_4 , 5 vaisseaux qui sont tous des éléments de raccord ; puis, un ilot de phloème typiquement observé en coupe transversale ; au delà, un nombre appréciable de vaisseaux courts, réticulés, coupés longitudinalement. Si on ajoute à cela que seuls, dans toute cette région, les éléments vasculaires x_3 et x_4 (3 pour x_3 , 6 pour x_4) sont sectionnés transversalement, on comprend que, manifestement, on se trouve en présence de 2 catégories de différenciations non homologues : elles correspondent à 2 temps dans l'établissement de l'appareil conducteur. Dès que les différenciations sont devenues possibles, elles ont repris d'une façon superficielle, près du phloème primitif, en correspondance oblique avec celles des niveaux inférieur (ce qui explique la non-transversalité des sections des éléments et justifie la grisaille). Elles fournissent d'abord du phloème, puis, suffisamment loin de la larve, du xylème, donnant ici des faisceaux tels que p_5x_5 , p_6x_6 et ceux qui les suivent à droite p_7 , dont la dis-

tance au parasite est telle que le xylème y est plus développé. Au même moment, les différenciations sont rares à gauche de p_5x_5 , dans un secteur soumis à une seconde cause de trouble : la piqûre. Il s'y forme quelques maigres ilots criblés et, tardivement, 5 éléments de xylème, profondément situés (à droite du faisceau p_4x_4), homologues des nombreux vaisseaux différenciés plus à droite et que, comme eux, je désigne par x . Tout autre est la signification des faisceaux p_3x_3 , p_4x_4 et du groupe criblé compris entre les éléments de raccord x . Ils sont de différenciation récente, se constituant au moment



Fig. 129.

de la récolte : p_3x_3 se rattache indubitablement à la zone cambiale superficielle qui s'étend sur sa droite et tourne : p_4x_4 s'en sépare au contraire. Il correspond à des différenciations qui reprennent à leur place normale et qui le font dans l'ordre logique de l'évolution, phloème externe, xylème interne par rapport à la z. g. l. l. qui les fournit. On serait alors tenté de parler de l'apparition d'une zone génératrice interne,

puisqu'on a superficiellement les traces d'une autre zone génératrice. Mais remarquons qu'en aucun point nous n'avons superposition de 2 zones cambiales simultanément fonctionnelles. Ontogéniquement, p_4 est la suite des îlots criblés déficients qui sont radialement en face de lui ; on note ici, pour le phloème, la discontinuité dans la répartition des éléments d'un même faisceau, que j'ai signalée sur la figure 116 et si souvent remarquée pour le xylème. Difficile à concevoir peut-être quand il s'agit de p_4 , la discontinuité devient manifeste à droite, où la z. g. l. l. étant radiale, le phloème p se trouve disjoint : la partie de différenciation ancienne continue le cercle extérieur et la partie de différenciation récente accompagne radialement la zone génératrice. La jonction entre phloème primitif et récent se réalise d'une façon plausible pour le dernier faisceau libéro-ligneux de l'anneau discon-



tinu, faisceau incomplet d'ailleurs ; ceci ne peut étonner si on se reporte à la figure-125, où il présente l'aspect d'un faisceau étiré radialement, vasculairement constitué d'éléments de raccord et d'eux seulement. Si on pense que, sur une longueur de 0,05 cm (distance des coupes), ce faisceau vasculaire ait pu changer à ce point la répartition de ses éléments, on comprendra leur répartition spéciale et leur profonde modification morphologique.

Couloir de pont. — A son maximum de profondeur, la lésion est étroite et le couloir encombré par les tissus sclérifiés. Peu de cloisonnements orientés, sur cette coupe, qui passe au plafond de la piqûre ; à mi-chemin, une cavité est bordée sur sa droite par les tissus habituels. On n'a pas encore le point de pénétration du rostre qui a réalisé une course très oblique : les éclatements de tissus suivis de sclérifications sont abondants dans la partie externe et dessinent vaguement une bifurcation ; les déchirures sont larges et confluentes sur la branche droite, plus proches de la surface à gauche, mais on n'en peut rien conclure.

La figure 129 est fragmentaire (0,05 cm au-dessus de la précédente, 0,7 cm au-dessus du collet) ; elle ne présente dans sa partie supérieure aucun intérêt nouveau. Je signale simplement, à gauche, la continuité établie entre les fibres par allongement, entre elles, de cellules parenchymateuses à parois épaisses, dont les dernières, coupées transversalement, semblent être 3 fibres en voie de sclérification. Pour toute la partie située au-dessous du plan cotylédonnaire, on ne trouve qu'un seul îlot F des fibres différenciées avant le traumatisme.

L'intérêt de cette coupe vient des renseignements qu'elle apporte au sujet des formations libéro-ligneuses et de la piqûre. Pour les premières, elle donne la suite des modifications de structure étudiées sur la figure 127. Les *destructions directes* du xylème profond sont équivalentes. Le faisceau p_1x_1 est sensiblement à la même place ; mais, au lieu de s'incurver vers le centre, la z. g. l. l. a étendu ses cloisonnements entre le dernier des faisceaux de l'anneau discontinu et p_1x_1 , qui,

de ce fait, n'est plus isolé dans le parenchyme. Ses éléments criblés primitifs sont relativement loin du phloème fonctionnel, d'où leur étirement et leur aspect spécial. Le faisceau p_2x_2 est moins typique qu'il ne l'était précédemment : disjoint par la piqure toute proche, il semble orienté à l'envers, le xylème vers l'extérieur. A droite du secteur lésé, les reconstitutions sont plus intéressantes. Le faisceau p_3x_3 , à peine renaissant sur la figure 127, est très déformé ; son phloème est plus près du centre de la coupe que son xylème ; le faisceau s'étend radialement (comme se déformait et s'étendait radialement celui du plan cotylédonnaire B, fig. 125). A sa droite, on reconnaît le faisceau p_4x_4 ; orienté comme précédemment, il présente encore 2 éléments coupés transversalement et, en plus, 3 éléments de raccord plus profonds. Plus à droite, un faisceau p_5x_5 est particulièrement instructif. Par son phloème, il se rattache au phloème étiré, collenchymateux, à éléments couchés obliquement dans la coupe transversale, d'un faisceau périphérique dont le xylème comporte 3 éléments de raccord (désigné par p_6x_6 , fig. 127) ; par son xylème, il se confond avec les éléments de raccord du xylème d'un faisceau dont le phloème est mal délimité, peu fourni et superficiel. On suit donc le passage d'une position anormalement externe des éléments conducteurs à une position profonde plus normale.

Une continuité « verticale », peut-on dire, s'établit dans les formations libéro-ligneuses tant que la région intéressée est suffisamment soumise à l'influence perturbatrice ; puis, quand celle-ci s'atténue, la continuité se fait obliquement jusqu'à se trouver presque perpendiculaire à l'axe de l'organe ; à un moment donné, l'influence pathologique est si faible que les éléments tendent brusquement à s'établir à leur place normale. Comme les tubes criblés sont toujours les premiers à se différencier, ces modalités dans la répartition de leurs différenciations amènent, en coupe transversale, d'abord un étalement considérable et, à la limite, une solution de continuité entre les premiers et les derniers formés.

Plus à droite, je désigne encore par px des faisceaux cribro-vasculaires, pour lesquels les éléments criblés sont méconnaissables, sauf quand ils atteignent leur place normale, tandis que les éléments vasculaires sont tous des éléments

de raccord. Remarquons qu'au-dessus du plan cotylédonnaire B nous avons maintenant 3 faisceaux criblés caractérisés et 2 faisceaux vasculaires incomplets (surtout sclérénchymateux), alors que sur la figure 127 nous avons 2 faisceaux criblés typiques et 1 faisceau vasculaire à peine amorcé. Enfin, les fibres péricycliques y ont repris leur place normale.

Quant à l'ouverture du couloir de ponte, elle apparaît avec les caractères fondamentaux de toutes les piqûres : sclérifications des bords et réactions défensives du tissu sous-jacent. Elle correspond à la branche droite de la bifurcation ; à gauche, des éclatements plus intenses qu'au niveau précédent ne correspondent pas avec l'extérieur. De la partie profonde, il ne reste qu'une trace scléreuse assez étendue, au-dessus de la cavité (notée fig. 127), due à un changement de direction dans le cheminement du rostre : pénétration oblique de haut en bas dans la partie externe, puis pénétration radiale horizontale jusqu'au xylème superposé, provoquant sa *destruction directe*, localement.

La figure 130 donne le détail d'une portion du parenchyme anormal qui constitue le tissu gallaire et possède les éléments de soutien scléreux que, depuis longtemps, je signale et désigne par *scl*. Les cellules à parois modifiées gardent les caractères du parenchyme cellulosique voisin : même taille, même aspect désordonné, même empiètement des unes sur les autres. Les membranes ont conservé une lamelle moyenne très mince et très visible en coupe transversale. Peu lignifiées, elles prennent mal les colorants : vert jaunâtre ou bleuâtre très pâle. Ces cellules, devenues éléments de soutien, se trouvent le plus souvent en amas (partie droite de la figure), plus rarement isolées (2 fibres à gauche). Leurs épaisses membranes sont perforées de canalicules au fond desquels on trouve la lamelle moyenne ; toutes sont restées des éléments courts, sensiblement isodiamétriques, et comme leur orientation par rapport à la coupe est très capricieuse, les membranes sont visibles tantôt de face, entièrement (*a*) ou partiellement (*b*), tantôt, le plus souvent, en coupe transversale. Parfois, des portions de cellules sclérifiées, dans un plan inférieur à celui de la coupe, apparaissent comme des îlots

de ponctuations (c). Au total, ces éléments acquièrent l'aspect des *cellules pierreuses* du péricarpe de la Poire, aux dimensions relatives des épaissements et de la lumière cellulaire près. Peut-on y voir un effet du vieillissement des tissus dont la vie a été accélérée et perturbée, à l'égal du caractère de dégé-

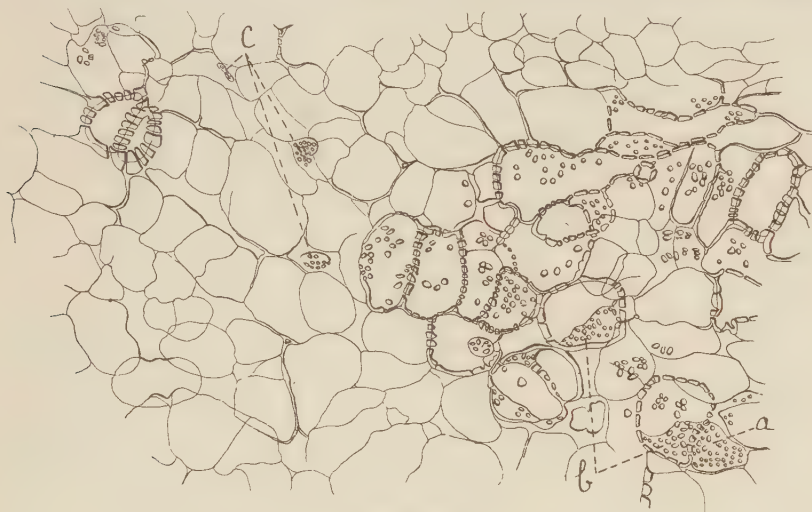


Fig. 130.

nérescence conféré aux fruits du Poirier par le mauvais état de la souche ? Aucune formation analogue n'est signalée par ULRICH ; il serait intéressant de connaître les réactions des cellules du péricarpe de la Poire après blessure d'un fruit normalement pauvre en éléments pierreux. DAGUILLON [30] signale un « parenchyme à longs éléments », situé à l'intérieur de la zone vasculaire et présentant des ponctuations quoique entièrement cellulosique, dans une diptérocécidie de l'*Achillea millefolium*. Mais ces formations existent normalement dans la moelle de l'Achillée ; il est plus étonnant de les voir apparaître dans le Chou.

Avec la figure 131 (0,05 cm au-dessus de la précédente, 0,75 cm du collet), on atteint un niveau où l'hypocotyle a beaucoup moins souffert du traumatisme. La section est « petite » par rapport à ce qu'elle était antérieurement. Malgré l'hypertrophie sud-est de la figure, on trouve plus de symétrie. Pour la première fois, à droite, un lambeau de parenchyme cortical

primaire (moins typique que son homologue de gauche : il n'a plus d'épiderme) confirme que ces tissus primaires appartiennent aux caules cotylédonnaires. A leur intérieur sont différenciées des cellules scléreuses *sc*, au contact du parenchyme serré, anormal, constitué de petites cellules (développement de l'hypocotyle) et du parenchyme à grands éléments (tissu primitif des caules). La valeur de la démarcation morphologique que, depuis la figure 124, j'indique à gauche par une ligne ondulante apparaît : la coalescence n'est plus absolue entre la caule du cotylédon A et l'hypocotyle accru, à ces niveaux ; les tissus proprement caulaires ont moins réagi. Le cercle discontinu des fibres péri-cycliques n'est pas intact ; les 2 catégories d'îlots fibreux sont à leur place normale au-dessus du plan cotylédonnaire, sauf en face d'une nouvelle cicatrice *l* restée superficielle ; mais au-dessous, une « zone péri-cyclique » est encore délimitée par des fibres *F* dont les plus proches du plan cotylédonnaire sont à leur place (3 îlots *F* à gauche et 1 gros à droite), et dont les plus éloignées de ce plan ont subi un déplacement centrifuge (3 îlots *F* en bas et à droite). Elles ne forment plus des éléments méconnaissables comme ceux de la figure 118 : compressées, leurs fibres sont étirées, et des recloisonnements sont organisés autour d'elles. Tout ce qui est extérieur au cercle imparfait dessiné par les fibres mérite le nom d'« écorce » ; la confusion reste totale dans le secteur de la piqure, bien que les sclérifications *cp* soient déjà faibles.

L'appareil conducteur est plus voisin de l'état normal. Cependant, même hors du secteur lésé, la périphérie du xylème compact comporte des faisceaux grêles, peu lignifiés, séparés par de larges « rayons médullaires ». A lui seul, le xylème occupe une surface supérieure à celle de la section homologue totale de l'organe normal (fig. 128). Pour la partie de la tige opposée à la lésion, l'*influence pathologique* reste donc *accélératrice des différenciations* quant à leur étalement, mais non leur densité. Au-dessous du plan cotylédonnaire, les faisceaux qui étaient si déformés aux niveaux précédents et vasculairement constitués d'éléments de raccord sont assez comparables aux autres par leur phloème et leur méristème secon-

daire, mais marquent à un degré très accusé une déficience en xylème. C'est ainsi que p_1x_1 a repris une orientation normale ; mais il est trop interne et ne se rattache au xylème superposé ancien que par l'intermédiaire de 3 vaisseaux accompagnant du sclérenchyme. Si, près du secteur perturbé, il y a eu arrêt total dans les différenciations, puis reprise, superficiellement ; d'où cette solution de continuité dans le xylème, si souvent signalée. Elle est déjà moins nette en face des 5 faisceaux criblés sensiblement normaux à droite, au-dessous du plan cotylédonnaire B. Dans la partie médiane et inférieure, l'influence à distance du traumatisme, au-dessus de lui, est considérable. Bien qu'il n'y ait eu aucune *destruction directe*, on note un arrêt net du xylème superposé différencié avant la piqûre : *influence inhibitrice temporaire*. Puis, les différenciations reprennent, surtout pour les tubes criblés qui apparaissent d'abord très superficiellement (faisceau p_5) ; plus tard, plus près de la piqûre, ils se forment plus profondément, p_4 . Les éléments gagnent progressivement une place plus interne, la correspondance avec ceux des niveaux inférieurs est très oblique, alors que, normalement, elle est parallèle à l'axe de la tige. C'est pourquoi, entre les premiers et les derniers éléments d'un même faisceau, on retrouve les cellules étirées, allongées obliquement, à parois épaisses, figurées par la grisaille ; il est ici évident que les tubes criblés externes, méconnaissables, séparés des tubes criblés plus internes coupés transversalement, appartiennent ontogéniquement au même faisceau. Cela reste vrai si (fig. 127 et 129) ils sont reliés par du parenchyme indifférencié. Notons enfin l'incursion de la z. g. l. l. dans ce secteur, sa rupture nette au-dessus du couloir de pénétration du rostre et l'absence totale des vaisseaux ; des éléments de sclérenchyme disséminés annoncent cependant la reprise des lignifications au moment de la récolte. Quant au centre de l'organe, il est très près d'être normal. Les 1^{ers} éléments alternes du convergent A sont résorbés ; les vaisseaux alternes profonds et intermédiaires sont intacts, aussi bien pour A que pour B. A la place des 1^{ers} vaisseaux alternes de B se trouve une lacune qui s'étend à gauche de la phase alterne, seul témoin d'une déchirure.

La figure 132 (0,05 cm au-dessus de la précédente, 0,8 cm du collet) est la dernière des sections révélant d'une façon plausible l'hypertrophie gallaire. Sur les deux tiers de son pourtour, l'organe est limité par une formation subéreuse secondaire épaisse, même intérieurement, à la caule cotylédonnaire B.



Fig. 131.

Le cercle discontinu des fibres péricycliques est complet ; tous les îlots scléreux, y compris ceux du secteur hypertrophié, sont à leur place. Mais ceux-ci, F (dont quelques-uns très pauvres en éléments directement au-dessus de la lésion), sont au milieu d'un parenchyme recloisonné et anormal,

qu'on peut considérer comme cortical à l'extérieur des fibres et péri-cyclique à l'intérieur. Et, une fois de plus, c'est à cause de la situation anormalement profonde du cambium que des cloisonnements entre liber et fibres constituent une zone péricyclique.

Le xylème compact différencié avant le traumatisme est plus développé ; le temps d'arrêt dans la vascularisation a été court et, sauf en *a*, à droite, les différenciations ont repris sans laisser de solution de continuité. Toutefois, au-dessus du couloir de pénétration, les différenciations ne sont pas encore effectives : la z. g. l. l. présente une coupure. Dans l'ensemble, l'appareil conducteur a un aspect plus typique : faisceaux criblés moins développés, vaisseaux plus abondants dans le sclérenchyme intervasculaire et, surtout, sclérification plus poussée des rayons médullaires, qui, s'ils demeurent aussi larges à la périphérie de l'anneau ligneux, sont moins profonds.



Cette coupe est au niveau supérieur de la cécidie et termine la quatrième région biologique envisagée sur la plan-

tule, région qui occupe 0,8 cm à la base de l'hypocotyle et se caractérise par les faits suivants :

I. *Point de vue morphologique.*

Une piqûre a été produite par le *Ceuthorrhynque*, à 0,7 cm (actuels) au-dessus du collet. Le rostre pénètre d'abord obliquement de haut en bas, sur 0,05 cm superficiellement, puis se dirige radialement et presque



Fig. 132.

horizontalement, jusqu'à ce qu'il rencontre l'anneau de xylème. Alors, il se relève insensiblement sur la gauche avant de descendre vertica-

lement. L'animal dépose un œuf, profondément ; la *chambre ovigère* a pour hauteur 0,5 cm. Une larve éclôt qui émigre presque aussitôt se creusant une *chambre larvaire* dans les tissus qui se sont largement hypertrophiés sous l'influence des liquides nocifs ayant accompagné la ponte et les premiers stades du développement. La forme de la chambre larvaire épouse celle de la larve (la région céphalique de celle-ci est orientée vers l'extérieur) ; les coupes la rencontrent sur une longueur de 0,55 cm. Les deux cavités *ovigère* et *larvaire* communiquent entre elles par un étroit couloir de migration. Le résultat de ces perturbations intérieures est la formation d'une zoocécidie sensiblement hémisphérique. La figure 133 donne une reconstitution de la base de l'hypocotyle d'après les coupes transversales successives. Je lui ai fait subir une entaille longitudinale, les plans de section étant respectivement déterminés par l'axe de la tige et le rayon médian à chaque cavité.

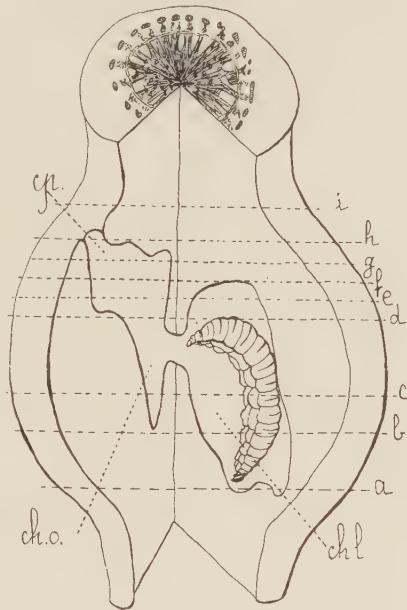


Fig. 133. — Les lignes pointillées correspondent aux coupes des figures : a : 112 ; b : 115 ; c : 117 ; d : 122 ; e : 124 ; f : 125 ; g : 127 ; h : 129 ; i : 131.

Des piqûres secondaires, pénétrations du rostre non suivies de ponte. s'étagent sur la face de l'organe opposée à la piqûre principale ; elles provoquent localement des déchirures plus ou moins profondes.

II. Point de vue anatomique.

Piqûres principales ou secondaires entraînent

a. Dans le secteur lésé, près des lésions :

Des suppressions d'éléments, soit par destructions directes : phloème, méristème secondaire et xylème. Une piqûre secondaire a atteint les éléments alternes primitifs de l'un des deux convergents ; les autres se sont arrêtées dans le xylème superposé secondaire ;

Soit par non-différenciation (influence inhibitrice et à distance des lésions) : coupure de la z. g. l. l. au-dessous comme au-dessus du couloir de pénétration, parenchyme anormal occupant la place du xylème et du phloème correspondants.

b. Dans le secteur lésé, à une certaine distance des lésions :

Une reprise des différenciations après un temps d'arrêt ; phloème étiré et à membranes épaisses ; zone génératrice incurvée et plus interne que partout ailleurs ; xylème peu lignifié, pauvre en vaisseaux, apparaissant contre la zone génératrice et laissant une solution de continuité entre le xylème de différenciation antérieure et lui ; constitution d'une « zone péricyclique » par recloisonnements des cellules comprises entre les fibres normalement situées et l'appareil conducteur anormalement interne.

Mais la cause perturbatrice par excellence réside dans l'éclosion et le développement d'une larve qui établit sa *cavité larvaire* à l'emplacement du méristème libéro-ligneux secondaire, les tissus de l'excroissance gallaire étant des tissus indifférenciés résultant du fonctionnement anormal de la z. g. l. l., limités extérieurement par une « zone péricyclique » exceptionnelle. Les tissus dits « corticaux » sont presque toujours totalement exfoliés à la surface de la galle. Nous avons noté :

1° *Hors du secteur parasité :*

Une accélération dans le fonctionnement du méristème secondaire : extension de l'appareil conducteur par différenciation d'éléments qui ne seraient venus que plus tard dans une évolution normale ;

La faible intensité des lignifications ultérieures au traumatisme ;

La raréfaction des vaisseaux dans un sclérenchyme intervasculaire peu dense ;

La non-sclérification des rayons médullaires, d'où la constitution de faisceaux libéro-ligneux étroits à la périphérie d'un xylème compact ;

La présence de 2 catégories de « fibres péricycliques », les fibres à section ovoïde étant externes par rapport aux fibres à section quadrangulaire.

2° *Au centre de la coupe :*

Une déchirure mécanique produite par distension des tissus, dont la forme et l'amplitude variables sont maxima au niveau où une piqûre secondaire atteint les éléments alternes du convergent B.

3° *Dans la galle proprement dite :*

Malgré la dispersion et la désorientation de tous les éléments, à aucun niveau n'est complètement perdue la trace de la partie fondamentalement vivante de l'organe : la z. g. l. l. Sa recherche a nécessité de longues descriptions, mais c'est là que réside tout l'intérêt de cette étude.

Toujours fragmentaire, potentielle ou fonctionnelle, la zone génératrice libéro-ligneuse se trouve à l'extérieur par rapport à la chambre larvaire, entraînée par l'hypertrophie centrifuge générale à laquelle elle contribue d'ailleurs ;

Subordonnée étroitement à l'influence à distance de la piqûre et du

parasite, sa forme affecte un parallélisme frappant avec les formes respectives des sections des 2 cavités. Le même parallélisme est réalisé par la ligne discontinue des fibres péricycliques quand elles ne sont pas exfoliées.

Un arrêt complet des différenciations résulte de l'influence cécidogène, et sa durée est fonction de la proximité du méristème au parasite. Presque à tous les niveaux, au moment de la récolte, les différenciations sont effectives.

Quand on s'éloigne de la région traumatisée, en s'élevant dans l'hypocotyle, on constate que les éléments libéro-ligneux secondaires et leur méristème, morphologiquement très modifiés, sont de moins en moins déportés vers l'extérieur. De plus en plus proches de leur place normale, ils se raccordent obliquement avec ceux qui leur correspondent aux niveaux inférieurs, d'où :

Un phloème le plus souvent méconnaissable, indiqué par une grisaille. Les tubes criblés sont étirés longitudinalement ; leurs membranes se sont épaissies, les premiers formés sont relativement très loin de ceux qui se constituent au moment de la récolte, les seuls que la coupe rencontre transversalement. A la limite, une discontinuité apparaît dans leur répartition topographique, dans les coupes.

La zone génératrice est également méconnaissable ; les cloisonnements se faisant obliquement par rapport au plan de la section, elle se présente rarement avec son aspect fondamental.

Beaucoup plus tardivement que pour le phloème, se réalisent les différenciations de xylème postérieur aux traumatismes. Au moment de la récolte, 3 cas sont fréquents :

Ou bien l'*influence inhibitrice des différenciations* est encore telle qu'aucun vaisseau ne se forme ;

Ou bien cette *influence inhibitrice* a été totale pendant un certain temps, puis s'est atténuée, permettant la différenciation de vaisseaux contre la zone génératrice, sans aucun contact avec les vaisseaux anciens ;

Ou bien l'*influence inhibitrice* a été passagère et faible. Les différenciations sont rapidement redevenues possibles ; le xylème récent est réuni au xylème ancien par des éléments très courts, à ornementation réticulo-rayée, situés obliquement et même perpendiculairement par rapport à l'axe de l'hypocotyle : *éléments de raccord*.

III. Point de vue des réactions de défense.

On retrouve, autour des lésions, les réactions défensives connues : *lame ligno-subéreuse* de Tison, limitant les dégâts par ses sclérifications et, en arrière, constitution d'une zone génératrice dont les cloisonnements parallèles aux lèvres fournissent un parenchyme à files cellulaires perpendiculaires aux bords.

Seules, les parois de la *chambre larvaire* ne présentent pas cette organisation défensive ; mais une coupe empruntée à un échantillon plus âgé a prouvé que l'absence de réaction était due à un manque de temps entre l'établissement de la larve et la récolte.

V. — Sommet de l'hypocotyle, au-dessus de la zoocécidie.

Dans cette région, l'influence pathologique est faible : au-dessus des lésions, j'ai montré que l'*influence à distance* est plus réduite qu'au-dessous d'elles, dans le temps comme dans l'espace. Les perturbations intéressantes sont locales, directement au-dessus du secteur lésé, et elles s'atténuent progressivement vers l'épicotyle. Mais, dans l'ensemble, la plante parasitée a atteint un développement qu'elle n'aurait eu que plus tard dans une évolution normale : la comparaison de sections homologues dans les échantillons parasité et intact rendra manifeste le « vieillissement précoce » de l'organe malade. Au moment de la récolte, cette partie de l'hypocotyle mesure 2 centimètres.

La figure 134 (0,9 cm au-dessus du collet) présente encore, verticalement au-dessus de la piqure, une profonde incurvation de la z. g. l. l., qui, pour la première fois, est continue. Ses cloisonnements sont peu actifs dans les espaces interfasciculaires *a* et *b*, et les différenciations en xylème centrifuge sont encore déficientes dans ce secteur. Les tubes criblés constituent 2 faisceaux étalés tangentiellement aux points où la zone génératrice s'incurve (j'ai souvent signalé cet étalement du phloème à une certaine distance des lésions) ; dans la concavité, au contraire, 2 faisceaux sont grêles ; l'un d'eux est bifide avec allongement radial : conséquence du raccord oblique de ces tubes criblés avec ceux des niveaux inférieurs. De la situation anormalement profonde de la z. g. l. l. résulte la persistance d'une « zone péricyclique » limitée extérieurement par des fibres qui sont à leur place, mais peu nombreuses. Pour l'ensemble de la section, l'influence pathologique se traduit par une accélération évolutive considérable. Les faisceaux cribro-vasculaires sont plus développés qu'aux niveaux inférieurs, et les rayons médullaires anormaux ne sont ici que très superficiels. Les fibres péri-



Fig. 134.

cycliques sont normales, mais toute l'écorce secondaire est un parenchyme à cellules petites, rondes, serrées ; les assises externes seules sont un suber typique. Il ne reste de primaire que des fragments d'écorce caulaire. Au centre (fig. 135), on assiste à la résorption normale des éléments les plus primitifs ; aucune déchirure ne s'est produite à ce niveau. Notons enfin qu'au-dessous du

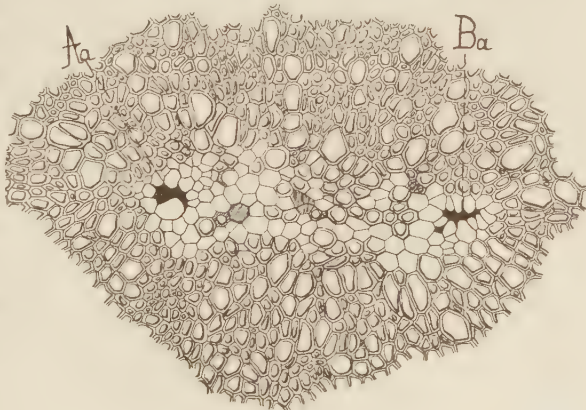


Fig. 135.

plan cotélydonnaire, où on avait une hypertrophie considérable dans la cécidie, la surface est plus réduite que celle de la partie supérieure : *l'influence inhibitrice des différenciations*



Fig. 136.

prédomine à ce niveau, dans le secteur lésé, sur *l'influence accélératrice des proliférations*.

La figure 136 (0,3 cm au-dessus de la précédente, 1,2 cm du collet) réalise presque la symétrie axiale de l'appareil conducteur. Sans terme de comparaison, on note tout au plus, dans la partie inférieure, l'allongement radial des faisceaux criblés et surtout la position irrégulière des fibres accompagnées de sclérifications éparses et de traînées collenchymateuses dans les tissus désordonnés qu'elles limitent. Mais la figure 137, homologue et normale, fait ressortir l'irrégularité des rayons médullaires, la discontinuité des cloisonnements de la z. g. l. l. accélérée (elle est étroite et continue dans l'hypocotyle normal). Malgré des surfaces d'ensemble hors de comparaison, les 2 écorces secondaires sont d'une minceur assez caracté-

ristique ; cependant, autant les cellules sont régulières, peu nombreuses et empilées radialement dans la coupe normale (phelloderme), autant le désordre et les recloisonnements dominent dans la coupe anormale. Enfin (fig. 137), l'écorce primaire est intacte sauf en bas, où la zone subéreuse est plus développée et l'écorce secondaire recloisonnée en désordre : c'est un accident local dû à la

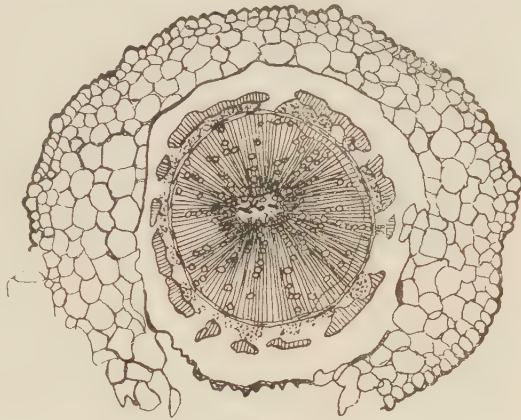


Fig. 137.

naissance d'une racine adventive. En effet (fig. 138, 0,3 cm plus haut), une coupure nette dans la z. g. l. l. correspond à une absence de phloème ; les fibres sont déplacées et écartées ;



Fig. 138.

le parenchyme cortical secondaire fait hernie dans un parenchyme cortical primaire aminci et déchiré en surface. La coupe, tangente supérieurement à la racine adventive née entre les figures 137 et 138, ne montre pas les raccords vasculaires et criblés. En soi, la naissance d'une racine adventive sur un hypocotyle ne présente pas d'intérêt, c'est l'ab-

sence de semblable ramification sur la plantule parasitée que je veux signaler. A aucun niveau je n'en ai rencontré, malgré le stade évolutif atteint. On pouvait se demander si c'était une question d'âge ; la formation de racines adventives sur l'échantillon normal nous incite à croire qu'il s'agit plutôt

d'un balancement anatomique et physiologique : le système racinaire a subi une accélération de développement considérable ; par contre, l'hypocotyle n'émet pas de racines adventives.

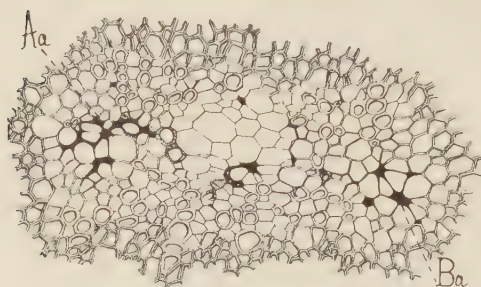


Fig. 139.

Au centre de la coupe, la moelle est appréciable ; les cellules périphériques ont tendance à se sclérifier ; les éléments les plus primitifs sont résorbés dans un parenchyme

collenchymateux. Ils sont comparables dans l'échantillon parasite : la figure 139 est empruntée à la figure 140, homologue



Fig. 140.

de 138 (1,5 cm du collet) ; on identifie les restes alternes *Aa*, *Ba*, suivis des phases intermédiaires et superposées ; les cellules

restées parenchymateuses dans la suite normale de la différenciation épaississent leurs parois. Dans l'ensemble (fig. 140), la symétrie axiale est conservée ; le xylème profond est plus lignifié que le xylème périphérique : à ce niveau, les différenciations sont toujours restées effectives, mais, après le traumatisme, elles donnent des éléments en grand nombre, dont la lignification est faible. Ceci est surtout apparent dans le secteur de la piqûre ; le xylème récent est vert jaunâtre très clair, bien qu'au moment de la récolte le méristème ligneux s'y différencie en vaisseaux et sclérenchyme comme ailleurs. Les îlots de phloème y sont à peu près équivalents aux autres



Fig. 141.

en surface, mais plus denses, plus colorés : les éléments sont plus nombreux, et surtout leurs membranes sont considérablement épaissies. La figure 141 reproduit le secteur *s* : on voit à quel point les tubes criblés sont abondants et à membranes collenchymateuses. Mais son intérêt principal est de préciser la valeur de la « zone péricyclique » qui, avec les déficiences de lignification, est la conséquence la plus plausible de l'action parasitaire à ce niveau. Les fibres normales, relativement intactes, sont à la limite de l'organe : écorce pri-

maire et écorce secondaire (si elle a existé) sont exfoliées. Sans aucun doute, les fibrès avaient la même destinée prochaine : à l'intérieur de chaque îlot scléreux apparaît, en effet, une formation subéreuse caractéristique *l*, qui isole physiologiquement les fibres normales de l'organe. Cet isolement est très net pour le groupe F_1 , moins avancé pour F_2 , à peine indiqué pour F_3 . Dans les tissus sous-jacents à cette protection subéro-cellulosique, une zone de cloisonnements s'établit comme elle le fait dans les lésions derrière la « lame ligno-subéreuse ». Surtout à droite de l'îlot F_1 et déjà à droite de F_2 , des files cellulaires correspondent radialement à chaque feston isolateur destiné à devenir superficiel. Ainsi s'organise une *écorce secondaire péricyclique*, qui mérite le nom de péri-derme *pe*. Elle s'établit « actuellement » derrière F_3 . Une cellule, immense, a considérablement épaissi ses parois, encore cellulosiques, et déjà s'amorcent les cloisonnements cellulaires irradiant autour d'elle leurs files secondaires. Ceci explique les épaississements cellulosiques *cell* des angles et des parois profondes d'un certain nombre de cellules, commandant, eux aussi, des files cellulaires (taches roses dominantes entre F_2 et F_3 , et de façon presque générale, épaississement cellulosique à la base de chaque empilement superficiel) : c'est que se prépare une assise de remplacement qui, subérifiant les parois actuellement épaissies, deviendra externe et protectrice après le départ de la première *l*. Ainsi se réduit progressivement l'épaisseur de la zone péricyclique. Mais l'état normal ne se rétablit pas par cette seule voie : il faut des fibres à l'extérieur du phloème. A ce sujet, la figure 141 renseigne peu : 2 éléments *f*, très petits, peuvent être identifiés à des fibres : l'un, en place normale, est à l'état de pré-différenciation ; l'autre est très superficiel, à droite de l'îlot F_2 .

La figure 142 (0,5 cm au-dessus de la précédente, 2 cm au-dessus du collet) a peu souffert du traumatisme ; à cette distance des lésions, la plante n'a bénéficié que de l'influence *accélétratrice* du développement, avec la réserve habituelle : **au moment où les différenciations s'étendent anormalement en surface, les lignifications perdent en inten-**

sité. les vaisseaux se raréfient, les sclérenchymes intervasculaires restent cellulotiques, surtout dans les « rayons médullaires », qui, de ce fait, sont distincts. Une « zone péri-cyclique » anormale existe encore, au-dessus de la piquûre, et les fibres F,

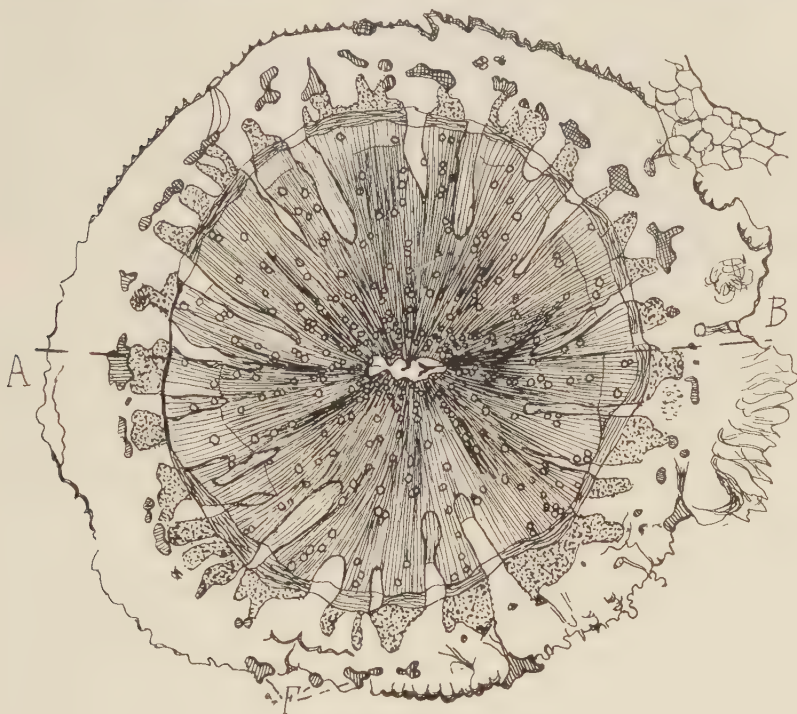


Fig. 142.

en îlots dispersés, sont superficielles quand elles ne sont pas exfoliées. La coupe est alors limitée par les formations subéreuses signalées (fig. 141), et suivies dans la figure 143, qui reproduit, 0,5 cm plus haut, sa portion inférieure un peu prolongée. En F₃, quelques éléments scléreux demeurent ; ils comportent à leur droite la formation subéreuse *l* terminant les files cellulaires : plus loin du traumatisme, les cloisonnements sont mieux organisés ; les cellules empilées radialement, nombreuses, forment ici une seule série. A l'intérieur, une zone où des cellules sans ordre ont considérablement épaissi leurs membranes et se sont recloisonnées correspond aux tubes criblés de première formation et au parenchyme libérien.

Comme cela se fait normalement, des fibres F' s'y différencient : à ce niveau, si le phloème, primitif ou actuel, présente



Fig. 143.

un aspect collenchymateux trop accusé, des fibres péri-cycliques sont enfin à leur place normale ; les cloisonnements orientés sont à l'extérieur de ces fibres F' et constituent un tissu qu'on appellerait volontiers « écorce secondaire », si l'îlot F_3 ne témoignait de son origine plus interne.

La figure 144 (2,2 cm du collet) correspond à la même portion du schéma général : la structure normale y est réalisée. Assez

profondément, dans une écorce à cellules hyperplasiées, un îlot de fibres typiques est accolé aux fibres à section quadrangulaire. Depuis longtemps, je signale ces 2 catégories de fibres dans la partie hâtivement vieillie ; les fibres à section arrondie étant toujours externes par rapport aux autres, formant avec elles un seul paquet, ou leur étant réunies par des empilements cellulaires parenchymateux, comme s'il y avait filiation des unes aux autres. Ici, des fibres



Fig. 144.

typiques se sont d'abord différenciées contre le liber primitif ; puis d'autres sont venues, dont les plus internes (contre le massif criblé) sont seulement en voie de différenciation.

Notons encore des épaisissements celluloseux épars dans le parenchyme, mais un aspect normal du phloème.

Ainsi, aux niveaux moyens de la cécidie, nous avons une « zone péri-cyclique » immense, exfoliée d'ailleurs partiellement, où des sclérifications particulières jouaient le rôle d'appareil de soutien ; à la partie supérieure de la cécidie, quelques-unes de ces cellules scléreuses se groupent extérieurement aux faisceaux criblés, *fibres de suppléance*, pendant que, dans la série ascendante des coupes, des ilots de fibres échappent à l'exfoliation. Dans la région de l'hypocotyle qui prolonge verticalement le secteur lésé, nous venons de suivre le retour à un aspect normal en nous éloignant du traumatisme, comme vraisemblablement cela se serait fait d'ailleurs, à un même niveau, avec le temps. Tout se passe comme s'il y avait formation de *zones génératrices subéro-phellodermiques successives*, de plus en plus profondes dans la zone péri-cyclique anormale, jusqu'au moment où les fibres, se différenciant elles aussi de plus en plus profondément, apparaissent contre le phloème, à leur place habituelle.

La figure 144 était empruntée au schéma 145 (2,2 cm du collet). Rien, dans l'appareil conducteur, ne permet de reconnaître la face de l'organe correspondant à la galle : on est tenté de considérer ce niveau comme normal. Il faut se reporter à la coupe homologue pour se rendre compte (fig. 146) de l'ampleur du « vieillissement précoce ». Devant une telle évidence, je ne signale que la faible sclérification des éléments correspondant aux « rayons médullaires » (fig. 145) rigoureusement indistincts dans l'hypocotyle normal. Au point de vue cortical, il est intéressant de comparer les 2 coupes ; le parenchyme cortical primaire est intact (fig. 146), fragmentaire, mais absolument comparable (fig. 145) : s'il s'exfolie hâtivement dans le « vieillissement précoce » de l'organe, il le fait sans subir de modification. Le parenchyme cortical secondaire est relativement mince, et son origine est identique pour les 2 échantillons : zone subéro-phello-dermique. Les cellules empilées radialement dans un ordre parfait comportent 4 à 5 assises dans le cas normal ; plus nombreuses dans le cas pathologique, elles forment des files radiales perturbées secondairement mais identifiables. La différence essentielle réside encore dans la position des fibres. Si, à ce niveau et à cet âge, les 2 catégories d'élé-

ments sont apparus dans l'hypocotyle normal ; si les fibres



Fig. 145.

à section quadrangulaire sont plus internes que les fibres typiques et apparaissent par voie centripète, le cercle des fibres extérieures n'atteint pas la périphérie de l'écorce secondaire dans la figure 146, alors que cela est fréquent dans la figure 145. Autrement dit, la zone génératrice subérophellodermique normale s'établit à l'extérieur des fibres péricycliques ; elle

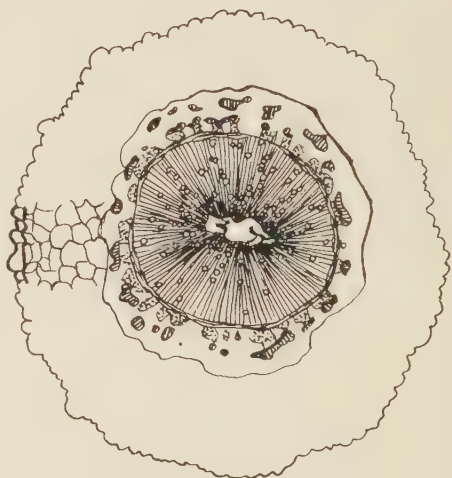


Fig. 146.

s'est formée le plus souvent entre les fibres anciennes et les fibres

récentes dans l'échantillon parasité, et cela explique que, depuis longtemps, des files cellulaires régulières unissaient l'une à l'autre les 2 catégories de fibres. La figure 147, empruntée au schéma 146, montre combien les éléments du phloème sont plus petits, moins nombreux et à membranes moins épaissies que dans l'échantillon parasité. A la limite externe du fais-

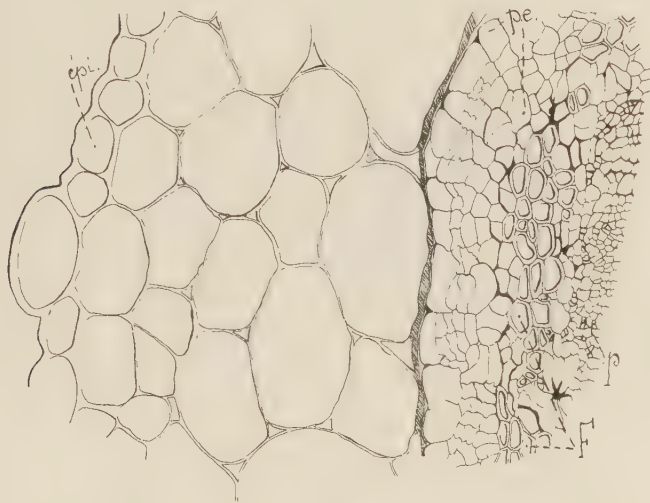


Fig. 147.

ceau criblé, des fibres péricycliques normales sont constituées ; j'ai choisi un secteur où la seconde catégorie de fibres n'est pas différenciée, afin de montrer, le plus normalement possible, l'écorce secondaire accolée aux fibres et sa faible épaisseur. Rien, à ce stade évolutif, ne laisse prévoir que plus tard une autre zone de cloisonnements se formera à l'intérieur des fibres et déterminera l'exfoliation du premier pheloderme, exactement comme celui-ci détermine l'exfoliation de l'écorce primaire. Remarquons à ce sujet combien les cellules profondes de l'écorce primaire ont épaissi et subérifié leur membrane interne, pour laquelle le contact avec l'écorce secondaire n'existe plus, dès avant l'exfoliation.

En définitive, la succession de 2 zones périodermiques, l'une extérieure aux fibres péricycliques de première formation, l'autre plus interne, mais extérieure à des fibres de seconde formation différenciées dans la

région des tubes criblés primitifs, apparaît donc comme un caractère de « vieillissement précoce, » de la plante parasitée.

La figure 148, partie supérieure de l'hypocotyle, se situe à 2,6 cm du collet. La moelle est devenue considérable, un peu



Fig. 148.

plus grande dans l'échantillon malade que dans l'autre (fig. 149). Dans les 2 cas, on trouve les traces des éléments primitifs qui, à ces niveaux, sont peu nombreux et loin du centre, dans un parenchyme sclérifié. Notons des rayons médullaires étroits et courts (fig. 148), un xylème homogène (fig. 149). De part et d'autre, les faisceaux criblés sont grêles et l'écorce secondaire relativement mince, surtout au voisinage du plan cotylédonnaire. C'est encore par le *fonctionne-*

ment accéléré des zones génératrices, interne ou externe, que se traduit l'influence à distance des traumatismes. Sans insister sur l'extrême développement du xylème dans l'échantillon malade, j'ajoute que, si le méristème libéro-ligneux secondaire y est anormalement épais comme toujours, il accuse ici un manque de résistance de ses éléments qui entraîne un repliement de la z. g. l. l, sur elle-même, notamment dans la moitié droite de la coupe. En effet, ses cellules sont grandes, à parois très minces; elles subissent une hyperplasie pathologique. D'autre part, tout le parenchyme cortical secondaire est en voie de recloisonnements intensifs. Dans la figure 149, malgré la formation subéreuse



Fig. 149.

épaisse à la surface encore interne du périderme et la présence générale de 2 séries de fibres hors le plan cotylédonnaire, aucune exfoliation n'a eu lieu, et les fibres cellulaires secondaires sont intactes. Au contraire, les décollements entre écorce externe et interne sont fréquents dans la figure 148. Quelques-unes des premières fibres, devenues superficielles au périderme parce que la zone des cloisonnements s'est établie d'emblée en arrière de leur îlot, sont écrasées et délignifiées : il reste à leur place une immense cellule à parois minces et subérifiées. Assez souvent, on voit s'individualiser des arcs de liège-phelloderme, allant d'un paquet de fibres à un autre, en particulier à droite et en bas. Il semble qu'une exfoliation partielle se prépare qui intéressera l'îlot fibreux F_1 et le périderme, laissant en surface les îlots F_2 , en arrière desquels se constitue un îlot F_3 . Des aspects analogues, moins avancés, s'aperçoivent en haut et à droite. Il apparaît donc que le *Brassica oleracea* soit à ranger dans la catégorie des plantes à *rhytidome* écailleux,

bien que les premières exfoliations ne comportent pas de liber.

VI. — Région des insertions cotylédonnaires.

Les modifications anatomiques dues aux traumatismes ne se prêtent plus à des conclusions de détail, mais dans l'ensemble, et à cause de l'accélération de développement de l'organe entier, elles permettent de vérifier un fait connu : en général, *un traumatisme provoque un accroissement en diamètre des organes, racines ou tiges, non accompagné d'un accroissement en longueur corrélatif* ; morphologiquement, la plante traumatisée est plus trapue que la plante normale, toutes conditions égales par ailleurs. L'étude des insertions cotylédonnaires va montrer que l'accélération de développement provoque, à un même niveau, des phénomènes normaux qui, par le jeu de l'accroissement intercalaire, se trouvent normalement répartis sur une longueur appréciable. D'où une *condensation des phénomènes anatomiques dans le temps* qui entraîne nécessairement une *condensation de l'appareil végétatif dans l'espace*, traduite par les figures suivantes :

La figure 150 (2,9 cm du collet) et la figure 151, qui lui correspond, ont une moelle considérable, allongée dans le plan cotylédonnaire ; on trouve encore, aux extrémités du diamètre, les traces des éléments primitifs. Autant sinon plus importants qu'aux niveaux précédents, les rayons médullaires sont à peine sclérifiés dans la plantule malade ; ils se teintent en vert jaunâtre très pâle et, avant coloration et vidage, constituent dans l'anneau vasculaire des lignes radiales très sombres. Rien de comparable dans la plantule saine. Le fait essentiel est qu'à ce niveau, pour la première fois, la coalescence n'est pas parfaite entre l'appareil conducteur de la tige et certains faisceaux latéraux des cotylédons. Figure 151, un seul faisceau latéral apparaît, vers le bas ; figure 150, 2 faisceaux équivalents sont visibles au-dessus du plan cotylédonnaire ; l'un, *a*, appartient au cotylédon de gauche A ; l'autre, *b*, au cotylédon de droite B. En outre, l'état du xylème superposé profond dans le plan cotylédon-



Fig. 150.

naire B atteste que ce cotylédon est celui qui s'insère le plus bas sur l'hypocotyle. Dans la plantule normale, j'ai orienté les figures de telle sorte que le cotylédon B s'insère aussi le plus bas (la coupe actuelle ne l'indique pas d'une façon formelle).



Fig. 151.

La condensation de l'appareil végétatif est manifeste dans la figure 152, immédiatement supérieure à la précédente. Elle fournit, dans un seul plan, des phénomènes qui s'étagent sur 3 ou 4 mm dans l'échantillon normal et que vont

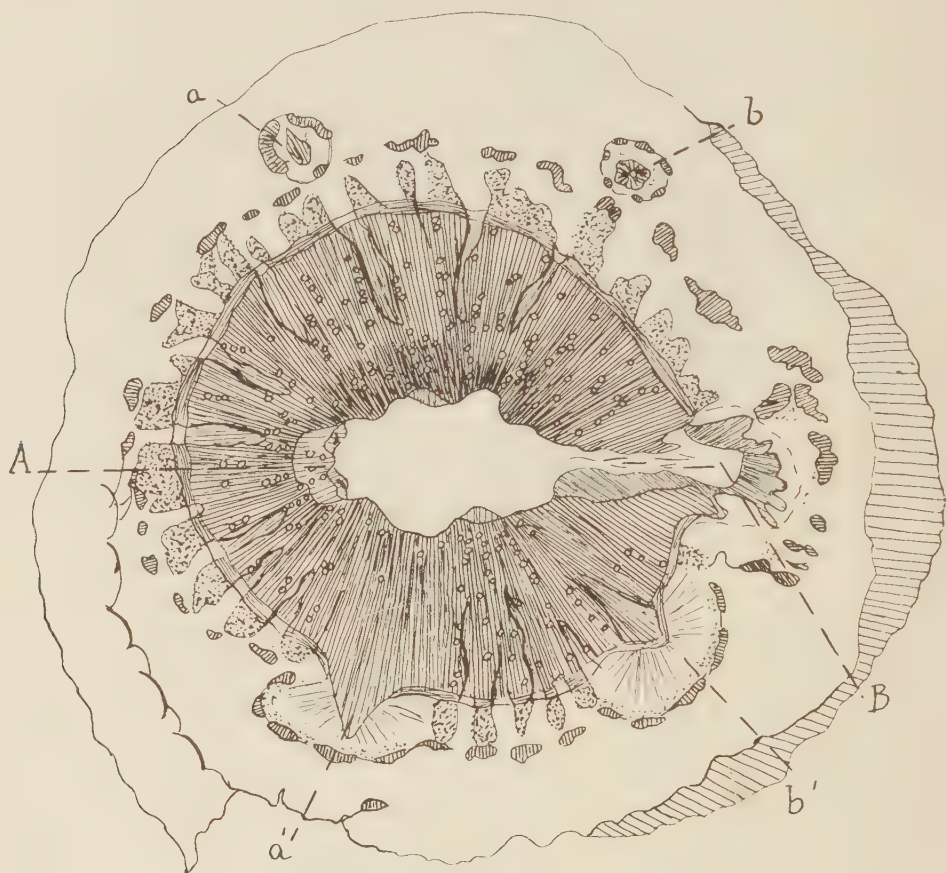


Fig. 152.

donner progressivement 3 coupes distinctes. La figure 153 (0,05 cm au-dessus de la figure 151) passe à un niveau où le faisceau cotylédonnaire latéral *b* chemine dans la caule cotylédonnaire sans aucun contact avec l'appareil conducteur de la tige, et où le xylème superposé B prend une teinte verte très pâle, caractéristique. La figure 154 (0,1 cm au-dessus) donne du même faisceau *b* une section comparable et montre l'incorporation du faisceau principal du cotylédon dans l'appareil

reil conducteur de la tige. Superficiellement, le tissu subérifié rencontré obliquement est le tissu cicatriciel formé après la chute du pétiole cotylédonnaire, en son point

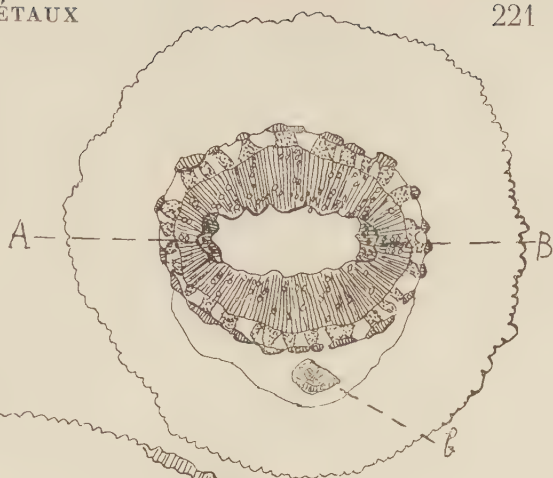


Fig. 153.

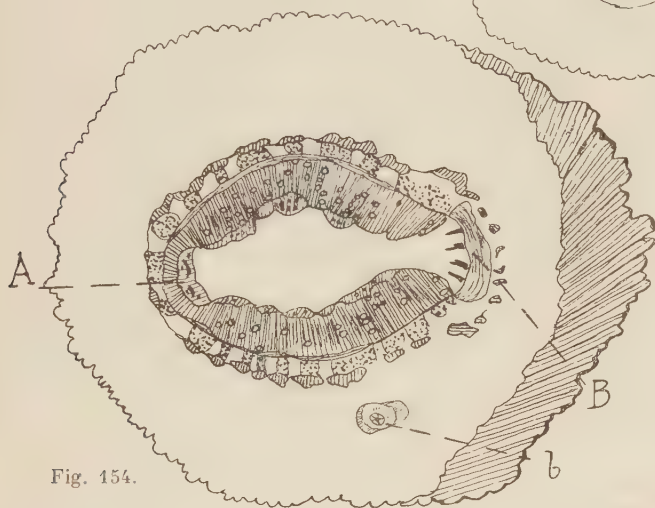


Fig. 154.

d'attache. La figure 155 (0,1 cm plus haut) présente obliquement le faisceau latéral *b* et le raccord principal *B*

en deçà de la cicatrice subéreuse ; à gauche, la teinte vert pâle du xylème superposé *A* annonce le point d'insertion du cotylédon *A*. Ces différentes étapes se trouvent synthétisées dans

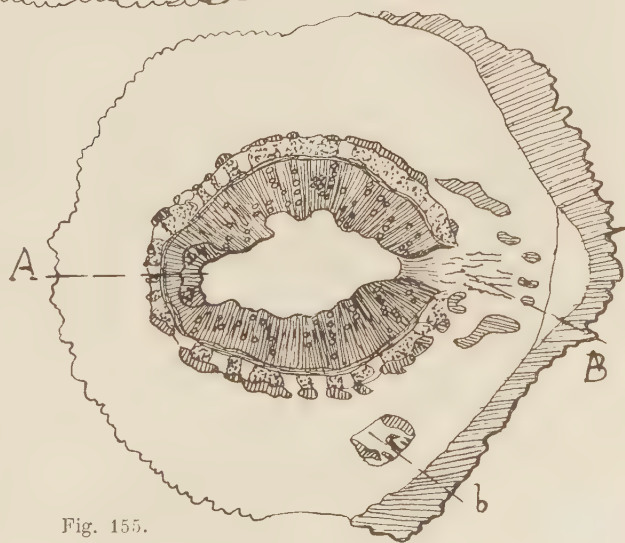


Fig. 155.

l'unique figure 152 : isolement des faisceaux latéraux *a* et *b* cheminant sans contact avec l'appareil conducteur de la tige (fig. 153 et 154) ; insertion du faisceau principal du cotylédon B et tissu cicatriciel subéreux (fig. 154 et 155) ; indication de l'insertion proche du cotylédon A (fig. 155). Mais avec un développement plus accéléré de l'appareil conducteur de la plantule parasitée, on note une vascularisation plus im-



Fig. 156.

portante des cotylédons ; 2 faisceaux latéraux *a'* et *b'* se révèlent ici dont la convergence est plus rapide que celle de leurs homologues *a* et *b*. Il n'est cependant pas possible d'affirmer une relation de cause à effet entre le traumatisme et leur existence. C'est vraisemblable, c'est tout ce que l'on peut dire (1).

Une seule figure dans l'échantillon parasité va encore donner des modifications anatomiques qui normalement s'opèrent à 3 niveaux distincts, sur une longueur assez faible toutefois

(1) Il se trouve que l'échantillon normal ne présente qu'un faisceau latéral au cotylédon B et pas du tout au cotylédon A ; je n'ai pas voulu changer de plantule de comparaison pour ces niveaux, mais d'autres échantillons normaux auraient fourni, comme l'échantillon parasité, 2 faisceaux latéraux pour chaque cotylédon. Ces variations individuelles n'infirmen en rien les résultats obtenus quant à la condensation des phénomènes sur une longueur extrêmement réduite.

(0,15 cm environ). La figure 156 (0,1 cm. au-dessus de la fig. 155) montre l'arrivée à la tige, très obliquement et tangentielle-

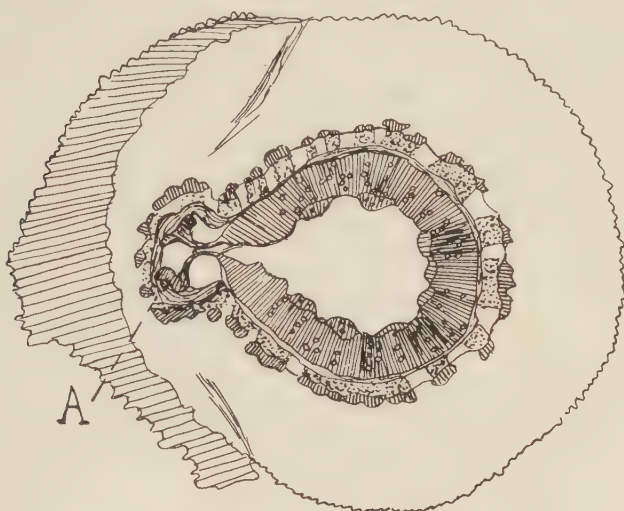


Fig. 157.

ment, du faisceau principal du cotylédon B, et l'achèvement, à gauche, de la fusion du faisceau médian du cotylédon A et

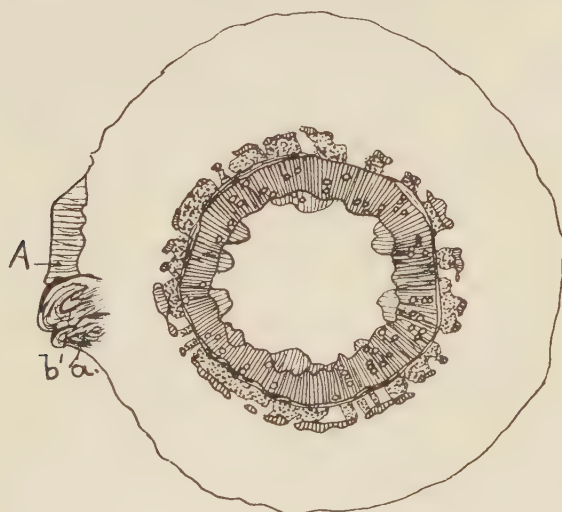


Fig. 158.

de l'anneau conducteur. Sur les 2 faces se trouvent les cicatrises subéreuses qui ont suivi la chute des premières

feuilles. Avec la figure 157, très voisine, on atteint un niveau qui est *épícotylé* par rapport au cotylédon B, dont on ne trouve plus trace ; le tissu cortical formé de cellules petites, serrées, est limité par un épiderme. A gauche, au contraire, on est en présence d'un *hypocotyle* au niveau supérieur de la fusion

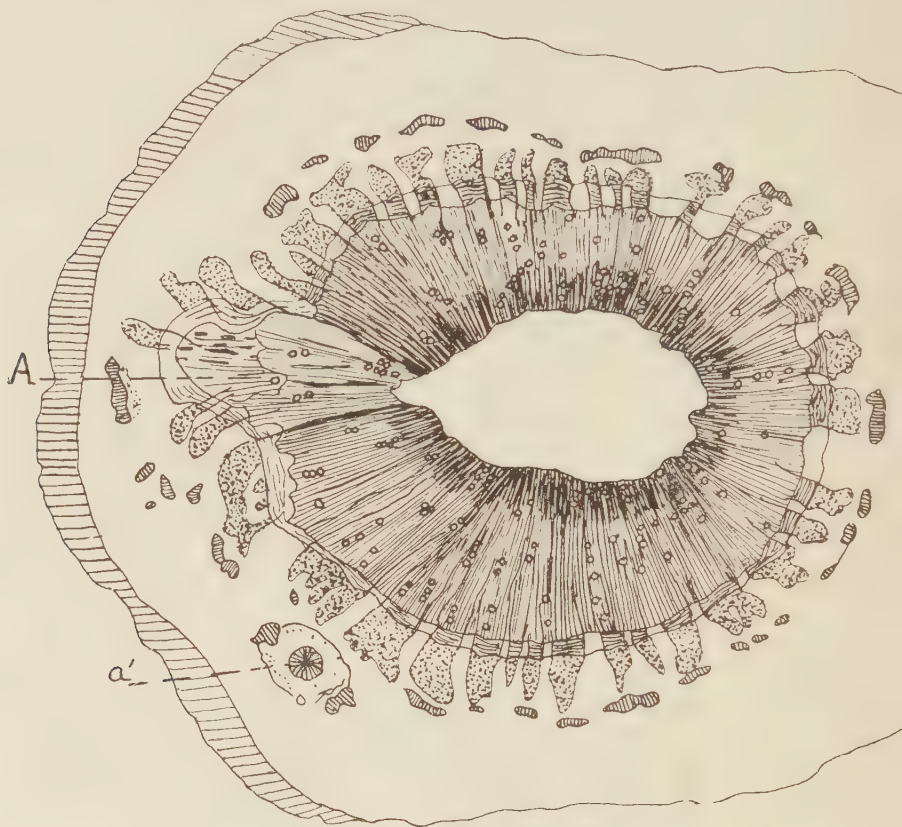


Fig. 159.

de l'appareil conducteur de l'axe et du faisceau principal du cotylédon A ; et au delà, se trouve sectionné le tissu cicatriciel. La figure 158 se situe à 0,1 cm au-dessus de la précédente ; cette distance est suffisante pour franchir la région où le faisceau cotylédonnaire A, isolé dans le tissu cortical, rejoint obliquement l'axe hypocotylé : aucune trace de vascularisation ; seulement un lambeau cicatriciel et 2 bourgeons axillaires *ba*, nés à l'aisselle de la première feuille A. Nous avons atteint la base de l'axe épícotylé. Dans l'échantillon parasité,

la figure 159 (3,2 cm du collet) fournit synthétiquement les mêmes faits : traces très obliques du faisceau médian, mince bordure de tissu cicatriciel et section de bourgeons axillaires *ba* à l'aisselle du cotylédon B ; d'autre part, fusion presque totale du faisceau cotylédonnaire principal A et de l'appareil conducteur de l'axe hypocotylé, épaisse subérification cicatricielle et, en plus, cheminement du faisceau latéral *a'* du cotylédon A, dans la caule cotylédonnaire, presque parallèlement à l'axe ; son incorporation à l'anneau conducteur a été lente.



Avec cette figure, nous terminons l'étude de l'hypocotyle. Les conséquences des traumatismes au sommet de cet organe se traduisent par un « vieillissement précoce » de la structure sans doute, mais plus qu'ailleurs, le faible accroissement longitudinal s'opposant à l'extrême accroissement en diamètre y est manifeste. Quant aux faisceaux cotylédonnaires eux-mêmes, on ne peut dire s'ils subissent une accélération de développement ; tous leurs éléments vasculaires appartiennent à la phase superposée ; il faudrait faire intervenir le nombre des éléments, ce qui est très imprécis étant donnée la grande variabilité.

VII. — Épicotyle.

Je ne donne qu'une figure dans l'axe épicotylé, 1 cm au-dessus de l'insertion du cotylédon supérieur A. Pour la caractériser, je lui oppose la figure 160, faite au même niveau dans l'échantillon normal. L'une et l'autre présentent un parenchyme cortical primaire limité par 2 assises de collenchyme étoilé sous-épidermique. Les appareils conducteurs sont semblablement constitués : faisceaux criblés distincts, coiffés d'un arc de sclérenchyme ; anneau vasculaire continu de xylème secondaire comportant des pointements de xylème plus ancien à la périphérie d'une moelle immense et nullement scléreuse. En définitive, la figure 161 n'accuse aucune anomalie de structure ; c'est une tige absolument normale quant à sa constitution anatomique, mais elle a atteint un stade évolutif qui ne sera réalisé que

Fig. 160.

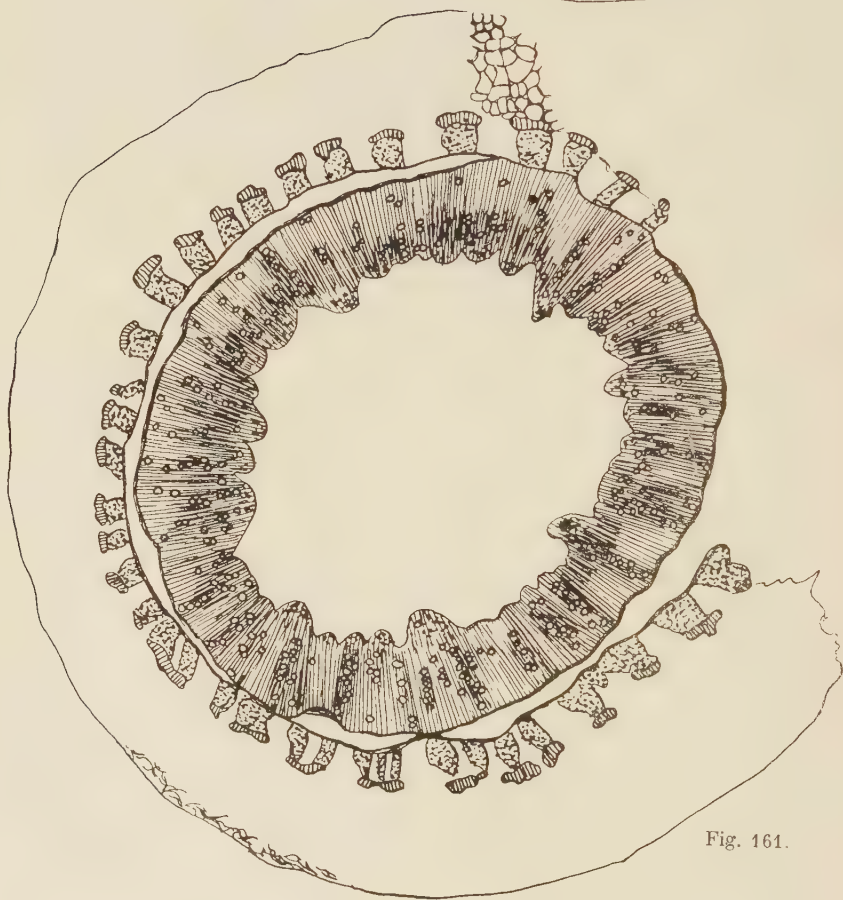
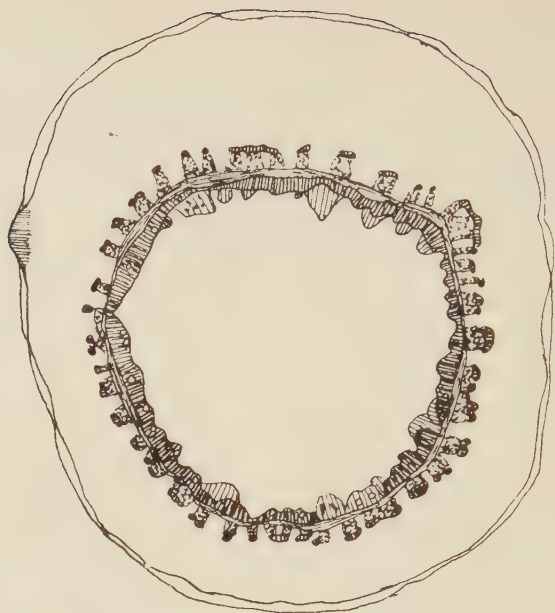


Fig. 161.

plus tardivement par la plante normale. A cette distance des lésions, l'*influence pathologique* persiste, mais uniquement par son aspect *accélérateur sur les différenciations*. La différence de taille des sections est manifeste, cependant l'écart s'atténue.

CONCLUSIONS GÉNÉRALES

Ayant fait suivre d'un résumé chacune des subdivisions de ce mémoire, je me limiterai volontairement ici à l'énoncé très succinct des conséquences anatomiques globales observées à la suite d'un traumatisme, quelle que soit son origine; j'insisterai en terminant sur des points de détail qui méritent d'être retenus.

I. — Principales conséquences anatomiques des traumatismes.

A. — DUALITÉ DANS LE MODE D'ACTION.

Les perturbations imputables à un traumatisme sont perceptibles non seulement dans les régions directement lésées, mais encore à des distances considérables du point blessé. Dès l'abord, il faut distinguer :

a. Les modifications dues à un *contact direct avec l'agent perturbateur* ; action brutale, localisée, qui amène toujours des *destructions directes* d'éléments. A leur place, on trouve une lacune, une cicatrice, des débris de lignine, du parenchyme anormal.

b. Les modifications se produisant *sans contact avec l'agent perturbateur, action à distance ou indirecte*, assurées par une diffusion cellulaire ou vasculaire de substances nocives dues à la nature du traumatisme ou engendrées par la nécrose des tissus lésés.

En conséquence, *toute une portion de la plante est soumise à l'influence du traumatisme* ; la structure en est anormale, mais devient progressivement de plus en plus normale quand on s'éloigne du niveau le plus perturbé et de part et d'autre.

B. — ANOMALIES STRUCTURALES OBSERVÉES.

a. *Résorption provoquée* des éléments les plus primitifs du xylème de la racine. L'intensité du phénomène peut varier d'un convergent à l'autre, à un niveau donné ; elle est conditionnée par la proximité et l'orientation des lésions. Or, normalement, ces résorptions ne s'observent jamais dans la racine.

b. *Accélération pathologique identique à l'accélération basifuge normale dans ses résultats :*

Soit par *suppression de tout ou partie de phase* (non-différenciation) ;

Soit par *apparition hâtive des éléments conducteurs*, qu'il y ait ou non disparition fonctionnelle d'éléments par destruction directe ou résorption provoquée.

c. *Apparition précoce* des fibres péricycliques ou intralibériennes, des formations subéreuses secondaires corticales ; tendance du phloème à prendre l'aspect collenchymateux.

d. *Inhibition sur les différenciations conductrices*, surtout apparente par une déficience en éléments vasculaires qui n'est due ni à des destructions directes, ni à des résorptions provoquées. Tantôt *la lignification seule a été arrêtée* : vaisseaux morphologiquement caractérisés ; tantôt *la différenciation a été empêchée* : éléments parenchymateux.

e. *Non-sclérification* des parenchymes intervasculaires, lignification peu intense ; abondance des fibres compensant la rareté des vaisseaux.

C. — LOCALISATION DES INFLUENCES.

L'*action inhibitrice* des traumatismes s'observe surtout aux niveaux lésés et à proximité des lésions intenses ; à *distance*, l'*action accélératrice* prédomine et s'affirme d'autant plus que les éléments sont plus proches des tissus mortifiés.

D. — RÉSULTAT TOTAL.

Dans toute la région soumise à l'influence à distance du traumatisme, l'organe lésé ne présente jamais la structure qu'il aurait eue normalement au même âge, à un niveau donné. Le jeu combiné des diverses actions pathologiques lui confère un « vieillissement précoce » plus ou moins accusé. C'est ainsi que la « structure racine » est rarement conservée intégralement et que, dans des cas très favorables, j'ai observé une structure considérée comme appartenant en propre à la tige, à un centimètre de la pointe de la racine.

II. — Retour progressif à la structure normale.

Il s'opère simultanément dans le temps et dans l'espace.

1^o *Amplitude de l'influence à distance* : elle persiste beaucoup plus longtemps au-dessous du niveau lésé qu'au-dessus de lui (racines longuement tortueuses).

2^o *Processus de retour à la vascularisation normale* :

- a. Diminution en nombre des éléments hâtivement différenciés en commençant par les plus évolués : *atténuation de l'influence accélératrice* sur les différenciations ;
- b. Seulement après, réapparition des éléments supprimés directement ou indirectement : *atténuation de l'influence inhibitrice* sur les différenciations et *diminution des résorptions provoquées* ;

3^o Aux niveaux les plus perturbés, *des solutions de continuité s'observent dans le xylème et dans le phloème* (réorganisation dans le temps). Entre xylème ancien et xylème récent, un raccord s'établit. Trois cas sont fréquents :

L'influence inhibitrice des différenciations est encore telle qu'aucun vaisseau ne se forme au moment de la récolte.

L'influence inhibitrice a été totale pendant un certain temps, puis s'est atténuée, permettant la différenciation de vaisseaux avancés dans l'évolution, sans continuité avec les vaisseaux anciens.

L'influence inhibitrice a été passagère et faible. Rapidement, les différenciations ont repris ; xylème ancien et xylème récent sont réunis par des *éléments de raccord courts et obliques*.

4° *Régénération d'une racine complète à partir d'un méristème fragmentaire.* Très fréquemment observée, elle se fait toujours de telle sorte que, si un convergent est régénéré, ce sont les éléments qui se différencient les premiers dans une évolution normale que l'on retrouve en dernier lieu. Analogie avec l'augmentation du nombre des convergents dans les radicelles binaires à leur insertion.

Mais, avant toute différenciation de xylème postérieur au traumatisme, on constate :

La régénération de l'endoderme, s'il y a lieu ;

La différenciation du phloème correspondant au faisceau renaissant.

III. — Conséquence anatomique secondaire des lésions. Insertion vasculaire anormale des radicelles.

Non seulement le traumatisme provoque la formation précoce et multiple des radicelles, mais le *raccordement direct* sur le faisceau alterne de la racine-mère ne peut se réaliser ou, s'il se réalise, le fait sur des éléments alternes profonds. La relation vasculaire s'établit alors *latéralement* grâce à des vaisseaux superposés et secondaires hâtivement formés dans la racine comme dans la radicelle. *Le raccord est indirect* et correspond à une transmission de l'accélération pathologique. Cette transmission est telle que les radicelles de premier ordre se ramifient précocement et donnent des radicelles de second ordre présentant elles aussi le *raccord indirect seul*. La limite extrême de transmission de l'accélération pathologique a été marquée par la naissance d'une radicelle de second ordre à « *raccord indirect* » sur une radicelle de premier ordre dès son insertion. *La radicelle seconde naît donc dans le parenchyme cortical de la racine-mère* (fait non signalé jusqu'à présent).

IV. — Réactions de défense.

De quelque nature que soit le traumatisme, des réactions défensives s'organisent dans le parenchyme. Les premiers recloisonnements sont en général désordonnés ; puis des files radiales de cellules s'établissent perpendiculairement aux bords des blessures, les cloisonnements s'orientant toujours parallèlement aux lèvres. Longtemps après la lésion, les éléments anormalement devenus externes se subérifient après avoir gonflé leurs membranes de pecto-cellulose. Dans le cas du transport de traces d'acides par les vaisseaux, les files radiales s'irradient autour des vaisseaux fonctionnels.

V. — Résultats supplémentaires relatifs à la seconde partie.

a. Il apparaît que l'hyperplasie des cellules constituant la galle est due à l'apport de substances toxiques par la ponte et les premiers stades du développement de la larve ; les piqûres, au contraire, déterminent une minceur relative des organes autour d'elle : l'hypertrophie ne commence qu'après dépôt et éclosion de l'œuf.

b. Dans la région de la zoocécidie, en nous élevant dans la série ascendante des coupes, nous approchions du niveau de la piqûre, et cependant la structure était de moins en moins perturbée, le maximum de perturbation correspondant aux niveaux de la chambre larvaire : au moment de la récolte, la reprise de la vitalité et des différenciations du méristème libéro-ligneux secondaire se fait en raison inverse de sa distance au parasite, *même si une région éloignée du parasite se trouve être en même temps plus voisine de la piqûre*. Cette hiérarchie dans les influences est un fait nouveau et intéressant.

c. Tous les tissus dits « corticaux » sont exfoliés à la surface de la galle. L'excroissance gallaire est constituée par le parenchyme indifférencié résultant du fonctionnement anormal de la zone génératrice libéro-ligneuse dans lequel s'établit la larve et par une « zone péricyclique » exceptionnelle qui

limite extérieurement l'organe. Cette « zone péricyclique » résulte d'une multiplication intense des cellules du parenchyme libérien primitif.

d. L'extrême accélération dans le développement de la plantule entraîne *une condensation dans le temps des phénomènes anatomiques* concernant les insertions cotylédonnaires et concourt, avec le faible accroissement longitudinal de l'organe, à produire *une condensation dans l'espace* de ces mêmes phénomènes, les faisceaux caulaires demeurant normaux.

e. Enfin, j'insiste particulièrement sur le fait d'avoir pu caractériser à tous les niveaux la partie fondamentalement vivante de l'organe, la zone génératrice libéro-ligneuse, quelles que soient sa désorganisation et sa dispersion. *Fragmentaire, fonctionnelle ou potentielle, elle est toujours à l'extérieur de la chambre larvaire, et sa position est étroitement conditionnée par la forme de la cavité.* Au moment de la récolte, elle fournit localement des faisceaux libéro-ligneux anormaux mais identifiables. A ce sujet, j'ai pu préciser la vraie valeur des mots « stèle » et « liber interne », trop facilement utilisés par certains auteurs.

Quelles que soient la complexité des traumatismes et, corrélativement, la complexité des perturbations anatomiques, le résultat est toujours une *accélération de développement des niveaux influencés*, et tout se passe comme si, après le traumatisme (dans le temps) ou loin des lésions (dans l'espace), la plante tendait à rétablir sa structure normale. Au point de vue anatomique, comme au point de vue morphologique, les plantules parasitées sont donc plus robustes que les plantules normales.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

— — —

1. BAMBACIONI. — Sopra alcune anomalie delle radici di *Vicia Faba* L. (*Annali di Botanica*, vol. 16, fasc. 3, Roma, 1924)
2. BARANETZKI. — Épaississement des parois des éléments parenchymateux (*Ann. Sc. nat., Bot.*, 7^e série, t. IV, 1886, p. 135-201).
3. BECQUEREL (P.). — L'ontogénie vasculaire de la plantule du *Lupin*. Ses conséquences pour certaines théories de l'anatomie classique (*Bull. Soc. Bot. Fr.*, t. LX, 1913, p. 177-186).
4. BEDELIAN (M. J.). — Influence de la culture en serre sur quelques plantes des environs de Paris (*Revue gén. de Bot.*, t. XVI, 1904, p. 144-338).
5. BLOCH (M^{me} E.). — Modifications anatomiques des racines par action mécanique (*C. R. Acad. Sc.*, t. CLXIX, 1919, p. 195).
6. — — — Modification des racines et des tiges par action mécanique (*C. R. Acad. Sc.*, t. CLXXII, 1921, p. 1524).
7. — — — Le rôle des actions mécaniques dans la croissance en épaisseur des racines et des tiges (*C. R. Soc. Biol.*, novembre 1921, p. 984).
8. — — — Dissymétries de structure de rhizomes soumis à certaines actions mécaniques. Leur étude expérimentale, (Thèse, Paris, Sc. nat.) (*Ann. Sc. nat., Bot.*, 10^e série, t. VI, 1924, p. 169-244).
9. BLOCH (Robert). — Umdifferenzierungen an Wurzelgeweben nach Verwundung (*Ber. d. Deutsch. Bot. Ges.*, Bd. XLIV, 1926, p. 308-316).
10. BOIRIVANT. — Organes de remplacement chez les plantes (*Ann. Sc. nat. Bot.*, 8^e série, t. VI, 1898, p. 309-400).
11. BONNIER et LECLERC DU SABLON. — *Cours de Botanique. Anatomie*. t. I. Librairie générale de l'Enseignement, 1901.
12. BUGNON (P.). — Sur l'accélération basifuge dans l'hypocotyle (*C. R. Acad. Sc.*, t. CLXXV, 1922, p. 43).
13. — — — Racine et différenciation vasculaire (*Ass. franç. av. Sc.*, 51^e session, Constantine, 1927).
14. BUSCALIONI et ROCCELLA. — Intorno ad alcune singolari anomalie delle radici una plantula di *Amygdalus communis* L. (*Rivista « Malpighia » Catania*, fasc. 5-6, 1922, p. 294-312.).
15. CHAUVEAUD (G.). — Sur le développement des tubes criblés chez les Angiospermes (*C. R. Acad. Sc.*, t. CXX, 1895, p. 165).
16. — — — Sur le rôle des tubes criblés (*Revue gén. Bot.*, t. IX, 1897, p. 426).
17. — — — Sur la structure des plantes vasculaires (*C. R. Acad. Sc.*, t. CXXXII, 1901, p. 93).
18. — — — Passage de la structure primaire à la structure secondaire dans le *Haricot* (*Bull. Mus. Hist. Nat. Paris*, t. VII, 1901, p. 23).
19. — — — Passage de la position alterne à la position superposée de l'appareil conducteur avec destruction des vaisseaux centripètes primitifs dans le cotylédon de l'Oignon (*Allium cepa*) (*Bull. Mus. Hist. Nat. Paris*, 1902, p. 52-59).
20. — — — Sur les productions cicatricielles, à forme bien définie

- observées sur le tronc de Bouleau (*Betula*) (*Bull. Mus. Hist. Nat. Paris*, p. 623, 1902).
21. CHAUVÉAUD (G.). — Sur la persistance de la structure alterne dans les cotylédons du Lamier blanc et de plusieurs autres Labiées (*C. R. Acad. Sc.*, t. CXXXVIII, 1904, p. 770).
 22. — Sur l'évolution des faisceaux vasculaires dans les différentes parties de la plantule des Phanérogames (*Bull. Soc. Bot. Fr.*, t. LVIII, 1911, p. 705-711).
 23. — L'appareil conducteur des plantes vasculaires et les phases principales de son évolution (*Ann. Sc. nat., Bot.*, 9^e série, t. XIII, 1911, p. 113-436).
 24. — Sur l'évolution de l'appareil conducteur dans les *Veronica* (*C. R. Acad. Sc.*, t. CLVI, 1913, p. 1327).
 25. — La constitution des plantes vasculaires révélée par leur ontogénie. 1 vol. Payot, Paris, 1921.
 26. — La tige est une formation plus ou moins complexe qui résulte de la coalescence des caules plus ou moins nombreuses (*Bull. Soc. Bot. Fr.*, t. LXXI, 1924, p. 580-589).
 27. — Une présentation fantaisiste de la phyllorhize et de l'évolution vasculaire (*Revue gén. de Bot.*, t. XLIII, 1931, p. 87).
 28. CIESIELSKI. — Untersuchungen über die Abwärtskrümmungen der Wurzel (*Cohn's Beiträge zur Biologie der Pflanzen*, 2 Heft, Breslau, 1872).
 29. CORDEMOY (I. DE). — Recherches anatomiques sur les genres *Brassica* et *Sinapis* (*Thèse Sc. nat.*, Paris, 1906. Bonvalet-Jouve, 1907).
 30. COUPIN (H.). — Sur la toxicité comparée de divers composés métalliques à l'égard des Végétaux supérieurs (Extrait des *C. R. pour l'Av. des Sc.*, *Congrès de Paris*, 1900, p. 629-641).
 31. DAGUILLON. — Les cécidies de *Rhopalomyia millefolii* (*Revue gén. Bot.*, t. XVII, 1905, p. 241-253).
 32. DARBOUX et HOUARD. — Catalogue systématique des Zoocécidies de l'Europe et du Bassin Méditerranéen (*Bull. scient. France et Belgique*, t. XXXIV bis, 1909).
 33. DAUPHINÉ (A.). — Recherches sur les variations de la structure des Rhizomes (*Ann. Sc. nat., Bot.*, 9^e série, t. III, 1906, p. 317-368).
 34. — Production expérimentale de l'accélération dans l'évolution de l'appareil conducteur (*C. R. Acad. Sc.*, t. CLXXIII, 1921, p. 1111).
 35. — Accélération évolutive du convergent dans une racine pathologique de Fève (*Bull. Soc. Bot. Fr.*, t. LXIX, 1922, p. 334-340).
 36. — Sur l'existence de l'accélération provoquée expérimentalement (*Bull. Soc. Bot. Fr.*, t. LXIX, 1922, p. 781-785).
 37. — L'unité de plan morphologique et structural dans les plantes vasculaires (*Revue scient.*, t. LX, 1922, p. 830).
 38. — Sur la présence de vaisseaux primaires superposés et centrifuges dans la racine (*Bull. Soc. Bot. Fr.*, t. LXX, 1923, p. 73-77).
 39. — Polytomie, polystélie et accélération vasculaire dans les racines traumatisées (*Bull. Soc. Bot. Fr.*, t. LXX, 1923, p. 502-508).
 40. — Sur le déterminisme des tissus embryonnaires de la tige (*C. R. Soc. Biol.*, t. XLVI, 1926, p. 391).
 41. — Sur les ponctuations intercellulaires (*C. R. Acad. Sc.*, t. CXCVII, 1933, p. 1147).

42. DAUPHINÉ (A.). — Au sujet d'une critique récente de l'accélération basifuge (*Bull. Soc. Bot. Fr.*, t. LXXX, 1933, p. 834-837).
43. — Sur le mode de formation de la membrane pecto-cellulosique (*C. R. Acad. Sc.*, t. CXCVIII, 1934, p. 307).
44. — Différents modes d'épaississement de la membrane chez les plantes vasculaires (*C. R. Acad. Sc.*, t. CXCVIII, 1934, p. 1064).
45. — Au sujet de travaux récents sur l'appareil conducteur des Phanérogames (*Bull. Soc. Bot. Fr.*, t. LXXXIII, 1936, p. 285).
46. DEVAUX (H.). — Accroissement tangentiel des tissus situés à l'extérieur du cambium (*Mém. Soc. Sc. Phys. et Nat. de Bordeaux*, s. 5, t. V, 1901, p. 47).
47. — La lignification des parois cellulaires dans les tissus blessés (*Actes de la Soc. linnéenne Bordeaux*, série 6, t. VIII, 1903, p. 98).
48. — Sur la nature de la lamelle moyenne dans les tissus mous (*Mém. Soc. Sc. Phys. et Nat. de Bordeaux*, 1903).
49. DUCOMET (V.). — Sur la discontinuité des phénomènes de cicatrisation (*C. R. du Congrès des Soc. Savantes Paris*, 1909, p. 145-148).
50. DUFRENOY (J.). — Les modifications pathologiques de la structure des cellules végétales (*Ann. de l'Inst. Agr.*, série 2, t. XXIII, 1930, p. 50).
51. ESAU (K.). — Ontogeny of the phloem in sugar beets affected by the curly-top disease (*Amer. Journ. Bot.*, t. XXII, 1935).
52. FOURCROY (M.). — Étude anatomique de quelques traumatismes de la racine (*Mém. Diplôme E. S.*, Boulogne-sur-Mer, 1930).
53. — Action indirecte des traumatismes sur l'évolution de l'appareil conducteur (*C. R. Acad. Sc.*, t. CXCVI, 1933, p. 210).
54. — Reconstitution de la structure normale dans des racines traumatisées (*Revue gén. Bot.*, t. XLV, 1933, p. 159-170).
55. — Action de solutions diluées d'HCl sur des racines en voie de croissance (*C. R. Soc. Biol.*, t. CXIII, 1933, p. 308).
56. — Modifications anatomiques dans des racines dont l'extrémité a été plongée quelques secondes dans HCl (*C. R. Soc. Biol.*, t. CXV, 1934, p. 506).
57. — Modifications anatomiques dans des racines traumatisées par un contact de leur pointe avec l'HCl concentré (*C. R. Soc. Biol.*, t. CXV, 1934, p. 917).
58. — Compléments relatifs à l'étude des traumatismes chimiques (*C. R. Soc. Biol.*, t. CXVII, 1934, p. 1052).
59. — Modifications de l'insertion des radicelles dans des racines traumatisées (*C. R. Acad. Sc.*, t. CC, 1935, p. 2213).
60. — Accélération évolutive des radicelles dans des racines traumatisées (*C. R. Acad. Sc.*, t. CCII, 1936, p. 1081).
61. — Atténuation progressive de l'accélération transmise à une radicelle par une racine traumatisée (*C. R. Acad. Sc.*, t. CCII, 1936, p. 1527).
62. FRANK. — Beiträge zur Pflanzenphysiologie, Leipzig, 1868.
63. FRANK (A. B.). — Die Krankheiten der Pflanzen, 2^{te} Auflage t. I, 344 p., Breslau, 1896.
64. GARNIER (G.). — Influence de l'étirement sur les cellules végétales (*Thèse Sc. Nat.*, 1934, et *Revue gén. Bot.*, t. XLV, 1934, p. 332-465).
65. GAUTHERET (R.-J.). — Recherches sur la structure des tissus végétaux :

- essais de culture de quelques tissus méristématiques (*Thèse Sc. Nat.* Paris, 1935. Éd. Oberthur, (1^{re} thèse).
66. GAUTHIER (M^{lle} C.). — Altérations de l'axe hypocotylé de Haricot par la suppression de la gemmule (*Mém. Diplôme E. S. et Ann. Sc. nat., Bot.*, 10^e série, t. XVI, 1934, p. 63-92).
 67. GRABERT. — Ueber den Einfluss allseitiger radialer Wachstumsheimmung auf die innere Differenzierung der Pflanzenstengels (*Inaugural Dissertation*, Halle, 1914).
 68. GRAVIS (A.). — Contribution anatomique à l'étude du raccourcissement des racines (*Acad. Roy. Belg. Bull. de la Cl. des Sc.*, série 5, t. XII, 1926).
 69. GUÉNAUX (G.). — Entomologie et parasitologie agricole. Éd. J.-B. Bailière, Paris, 1904.
 70. HABERLANDT. — Zur Physiologie der Zellteilung : 6^o Mitteilung : Ueber Auslösung von Zellteilung durch Wundhormone (*Sitzungsb. Kgl. Preuss. Akad. Wiss. Berlin*, 1921, p. 695-725).
 71. — Ueber Zellteilung-Hormone und ihre Beziehung zur Wundheilung, Befruchtung, Parthenogenesis, und Adventivembryonie (*Biol. Zentralbl.*, 1922, t. XLII, p. 145-172).
 72. HIERONYMUS. — Beiträge zur Kenntniss der europäischen Zooecidie und der Verbreitung derselben, Breslau, 1890.
 73. HOLDEN (H. S.) et CHESTERS (E. A.). — The seedling anatomy of some species of *Lupinus* (*Journ. Linn. Soc. Bot. London*, vol. XLVII, 1925).
 74. HOTTES (Ch.-F.). — Ueber den Einfluss von Druckwirkungen auf die Wurzel von *Vicia Faba*. Bonn. C. Georgi, 1901 (Dissert. Bonn).
 75. HOUARD (C.). — Recherches anatomiques sur les galles de tige : Pleurocécidies (*Thèse Sc. Nat.*, Paris, Ed. Danel, Lille, 1903).
 76. JACCARD. — Structure anatomique des racines hypertendues (*Rev. gén. Bot.*, t. XXV bis, 1914, p. 359-372).
 77. JOST (L.). — Die Determinierung der Wurzelstruktur (*Zeitschr. f. Bot.*, t. XXV, 1932, p. 481).
 78. KOJIMA (H.). — Division, growth and differentiation of cells in root of *Vicia Faba* artificially inhibited from further elongation (*Journ. Dept. Agric. Kyushu Imp. Univ.*, vol. III, 1931, p. 121-147).
 79. LACAZE-DUTHIERS (H. DE). — Recherches pour servir à l'histoire des galles (*Ann. Sc. Nat.*, 3^e série, t. XIX, 1853, p. 273-354).
 80. LAURENT (J.). — Action comparée de la glycérine et d'un parasite sur la structure des végétaux (*C. R. Soc. Biol.*, t. LVI, 1904, p. 927).
 81. — Recherches sur la nutrition carbonée des plantes vertes à l'aide de matières organiques (*Thèse Sc. Nat. et Revue gén. de Bot.*, t. XVI, 1901, p. 14).
 82. — Les facteurs de la structure chez les Végétaux (*Revue gén. Bot.*, t. XIX, 1907, p. 130-160).
 83. LEDOUX. — Sur les variations morphologiques et anatomiques de quelques racines consécutives aux lésions mécaniques (*Revue gén. Bot.*, t. XXI, 1909, p. 225-240).
 84. LÉGÉE (P.). — Diptéroécidies produites par *Rhopalomyia millefollii* sur *Achillea millefolium* (*Revue gén. Bot.*, t. XLVII, 1936, p. 253).
 85. LENOIR (M.). — Évolution du tissu vasculaire chez quelques plantules de Dicotylédones (*Ann. Sc. nat. Bot.*, s. 10, t. II, 1920, p. 1-123. *Thèse Sc. nat.*),

86. LOPRIORE (G.). — Ueber die Regeneration gespaltener Wurzeln, Halle, *Nova Acta Ac. Leop. Carol.*, t. LXVI, Nr 3, 1896, p. 211-286).
87. MAHEU (J.) et COMBES (R.). — Sur quelques formations subéro-phello-dermiques anormales (*Bull. Soc. Bot. de Fr.*, t. LIV, 1907, p. 429-442).
88. MARESQUELLE (H.-J.). — Défaut d'allongement et dépolérisation de la croissance dans les morphoses parasitaires (*Revue gén. Bot.*, t. XLVII, 1935, p. 129).
89. MASSALONGO (C.). — Le Galle nella flora italica (*Entomocecidii*), Vérone, 1893.
90. MASSART (J.). — La cicatrisation chez les Végétaux (*Mémoire couronné par l'Académie royale de Belgique*, 8^e série, t. LVII, 1898).
91. MASTERS (M. T.). — Vegetable teratology, an account of the principal deviations from the usual construction of plants. 1 vol., London, 1869.
92. MOLLIARD (M.). — Hypertrophie pathologique des cellules végétales (*Revue gén. Bot.*, t. IX, 1897, p. 33-44).
93. — Tératologie et traumatisme (*Revue gén. Bot.*, t. XV, 1903, p. 337).
94. — Virescences et proliférations florales produites par des parasites agissant à distance (*C. R. Acad. Sc.*, t. CXXXIX, 1904, p. 930).
95. — Structure de l'axe hypocotylé du *Knautia arvensis* après lésion axiale de l'embryon (*Bull. Soc. Bot. Fr.*, t. LI, 1904, p. 146).
96. — Action morphogénique de quelques substances organiques sur les Végétaux supérieurs. Étude d'anatomie expérimentale (*Revue gén. Bot.*, t. XIX, 1907, p. 241-391).
97. — Effets de la compression sur la structure des racines (*Revue gén. Bot.*, t. XXV bis, 1914, p. 529-538).
98. MULLER (H.). — Ueber die Metakutisierung der Wurzelspitze und über die verkorkten Scheiden in den Achsen der Monocotyledonen (*Bot. Zeitung*, 1906, p. 53-84).
99. NEVEU-LEMAIRE (M.). — Parasitologie des plantes agricoles, Éd. Lamarre, Paris, 1913.
100. NEWCOMBE (F. Ch.). — The effect of mechanical resistance on the growth of plant tissues. Leipzig, Breitkopf and Härtel, 1893 (Dissert. Leipzig).
101. NICOLAS (G.). — Effets de la compression sur une racine de *Dracæna* (*Bull. Soc. Hist. Nat. Afrique du Nord*, 1918, t. IX, p. 114).
102. PICADO (C.). — Sur l'action à distance des Champignons phytopathogènes (*Réunion de la Soc. de Path. Végét. et d'Entomologie agr. Fr.*, Strasbourg, 1923).
103. — Une maladie des Haricots (*Revue de Path. Végét. et d'Entomologie agr. Fr.*, t. XI, 1924).
104. PITARD (J.). — De l'évolution des péricycles hétérogènes des plantes ligneuses (Extrait des *Séances de la Soc. Linéenne*, Bordeaux, 1899).
105. — Recherches sur l'évolution et la valeur anatomique taxinomique du péricycle des Angiospermes, Bordeaux, Ed. G. Gounouilhou (*Thèse Dipl. Et. sup. de Pharmacies*, 1^{re} classe, 1901).
106. PORODKO (Th. M.). — Das Wesen der traumatropen Erregung bei den Pflanzenwurzeln (*Berl. d. deutsch. Bot. Ges.*, t. XXX, 1912, p. 630).
107. PRANTL. — Arbeiten des Botanischen Instituts in Würzburg, I. Band. Leipzig, 1874.

108. PRIESTLEY (J. H.) et NORTH (E.) — The structure of the endodermis in relation to its function (*New Phytologist.*, t. XXI, 1922).
109. RICARD (M^{lle} L.). — Étude de l'insertion vasculaire des radicelles chez quelques Dicotylédones (*Mém. Diplôme E. S.*, Jouve, Paris, 1934).
110. — Sur l'insertion vasculaire des radicelles (*C. R. Acad. Sc.*, t. CXCI, 1934, p. 874).
111. SACHS. — Ueber das Wachstum der Haupt-und Nebenwurzeln, I. Band. Leipzig, 1874.
112. TISON (A.). — Sur la chute des feuilles et la cicatrisation de la plaie (*C. R. Acad. Sc.*, t. CXXVIII, 1899, p. 1530).
113. — Recherches sur la chute des feuilles chez les Dicotylédones (*Thèse Sc. Nat.*, Caen, 1900).
114. TRONCHET (A.). — La morphogenèse de l'appareil conducteur chez les Phanérogames (*Bull. Soc. Royal. Bot. Belg.*, t. LIX, 1927).
115. — Sur la réduction du nombre des convergents chez les Phanérogames ; ses rapports avec la polycotylie et le développement vasculaire (*Revue gén. Bot.*, t. XL, 1928, p. 1-22).
116. — Recherches sur les types d'organisation les plus répandus de la plantule des Dicotylédones. Leurs principales modifications, leurs rapports (*Arch. de Bot.*, t. IV, 1930, Caen, et *Thèse Sc. nat.*).
117. ULRICH (R.). — Réactions des fruits aux blessures expérimentales (*Thèse Sc. nat.*, Paris, 1936, et *Revue gén. de Bot.*, t. XLVII, 1936).
118. VAN TIEGHEM et DOULIOT. — Sur la polystélie (*Ann. Sc. nat.*, 7^e série, t. III, 1886).
119. VAN TIEGHEM. — Sur le réseau sus-endodermique de la racine (*Bull. Soc. Bot. Fr.*, t. XXXIV, 1887, p. 221).
120. — et DOULIOT. — Recherches comparatives sur l'origine des membres endogènes dans les plantes vasculaires (*Ann. Sc. nat.*, 7^e série, t. VIII, 1888, p. 1-660).
121. VIENNOT-BOURGIN (G.). — Les déformations parasitaires provoquées par les Ustilaginées (*Thèse doctorat Université*, Paris, 1937. Éd. Le François).
122. VORMS-RAVILLARD (M^{me} A.). — Modifications anatomiques des galles arrêtées dans leur développement (*Thèse Sc. nat.*, Paris, 1935). Ed. Proba.
123. VUILLEMIN (P.). — Considérations générales sur les maladies des Végétaux (*Traité de Pathologie générale* publié par Bouchard, Paris, 1895).
124. — Les anomalies végétales, leurs causes biologiques. 1. vol. « Les Presses Universitaires de France », Paris, 1926.
125. WARCOLLIER (G.). — Cause de la présence de quantités anormales d'amidon dans les Pommes meurtries (*C. R. Acad. Sc.*, t. CXLI, 1905, p. 405).
126. WEBER (F.). — Theorie der Meristembildung (*Naturwiss.*, 1924, t. XII).
127. WENT (F. W.). — Wuchsstoff und Wachstum (*Recueil Trav. Bot. Néerlandais*, 1927).
128. WEYEL (F.). — Die Peridermbildung bei den officinellen Wurzeln. (*Dissert.*, Berlin, 1930).
129. WILDT (W.). — Ueber die experimentelle Erzeugung von Festigungselementen in Wurzeln und deren Ausbildung in verschiedenen Nährböden. (*Dissert.*, Bonn, 1906).

TABLE DES MATIÈRES

INTRODUCTION ET HISTORIQUE.....	1
PREMIÈRE PARTIE. — <i>Traumatismes mécaniques et chimiques.</i>	
1° Introduction ; expérimentation ; caractères morphologiques...	15
2° Principales conséquences anatomiques des traumatismes.	
A. Action directe des lésions.....	20
B. — Action indirecte des lésions :	
Résorption provoquée des éléments primitifs du xylème.	21
Influence accélératrice sur les différenciations.....	30
Influence inhibitrice sur les différenciations.....	35
C. — Conclusion : « Vieillesse précoce ».....	41
3° Retour progressif à la structure normale.	
A. — Au-dessus des lésions.....	46
B. — Au-dessous des lésions.....	53
C. — Conclusion : Amplitude de l'influence à distance.....	62
4° Exemple récapitulatif : <i>Cnicus benedictus</i> , plantule peu soumise à l'accélération basifuge normale.....	63
5° Conséquence anatomique secondaire des lésions : insertion vasculaire anormale des radicules.....	69
6° Réactions de défense et réparations.....	72
DEUXIÈME PARTIE. — <i>Traumatismes biologiques.</i>	
1° Introduction	74
2° Portion de la racine non vascularisée au moment du traumatisme.	80
3° Portion de la racine vascularisée au moment du traumatisme.	87
4° Portion de la racine ayant atteint au moment des piqûres le début des formations secondaires.....	97
5° Base de l'hypocotyle, région de la zoocécidie.....	129
6° Sommet de l'hypocotyle, au-dessus de la zoocécidie.....	204
7° Région des insertions cotylédonnaires.....	218
8° Base de l'épicotyle.....	226
CONCLUSIONS GÉNÉRALES	228
INDEX BIBLIOGRAPHIQUE.....	234

DEUXIÈME THÈSE

Propositions données par la Faculté

LES HORMONES DE CROISSANCE ET LES NÉCROHORMONES
CHEZ LES VÉGÉTAUX.

VU ET APPROUVÉ :

Paris, le 17 Juillet 1937.

Le Doyen de la Faculté des Sciences,

C. MAURAIN.

VU ET PERMIS D'IMPRIMER :

Le Recteur de l'Académie de Paris,

S. CHARLÉTY.

